# Studium Integrale

# journal

Das Alter der Welt

Nacktmulle im Untergrund

Evolution: Mikro/Makro/Mega?

Lucy's „Großeltern"

Reptil-Säuger-Übergang

Venusforschung

3. Jg., Heft 2 August 1996

NEU

NEU

Siegfried Scherer:
Entstehung der Photosynthese
Grenzen molekularer Evolution bei Bakterien?
Unter Mitarbeit von Laurence Loewe.
Neuhausen: Hänssler, 1996.
104 S., 40 Abb.,
Format 16,5 x 24 cm
DM/sfr 19,95/ÖS 148,–
ISBN 3-7751-2661-9

Reinhard Junker:
Evolution früher Landpflanzen.
Eine kritische Diskussion fossiler Funde.
Neuhausen: Hänssler, 1996.
88 S., 53 Abb., 11 Tab.,
Format 16,5 x 24 cm,
DM/sfr 19,95/ÖS 148,–
ISBN 3-7751-2666-X

**Makroevolution?**

## Entstehung der Photosynthese

Der Stoffwechsel von Bakterien, Pflanzen und Tieren ist durch ein unvorstellbar komplexes, raum-zeitlich ineinandergreifendes Zusammenspiel einer unbekannten Zahl von biochemischen Reaktionen und makromolekularen Strukturen gekennzeichnet. Bis heute ist aber unklar, wie Organismen durch ein Wechselspiel mikroevolutiver Vorgänge entstehen könnten. Dies liegt vielleicht daran, daß zu wenig Wissen über den Aufbau und die Morphogenese von ein- und mehrzelligen Lebewesen vorliegt. Die Reichweite mikroevolutiver Evolutionsfaktoren kann nämlich nur an Strukturen abgeschätzt werden, deren molekulare Details hinreichend gut bekannt sind.

Der photosynthetische Elektronentransport sauerstofferzeugender Cyanobakterien und Algen ist bis in molekulare Details hinein analysiert worden. An diesem Beispiel zeigt der Autor, daß die gegenwärtig diskutierten Evolutionsfaktoren die Entstehung neuartiger Stoffwechselwege bisher nicht erklären konnten.

**Zwischenformen bei fossilen Pflanzen?**

## Evolution früher Landpflanzen

Die Fossilüberlieferung der ältesten Landpflanzen gilt allgemein als gute Stütze der Evolutionslehre. Der Autor zeigt, daß – im Detail betrachtet – eine Rekonstruktion evolutionärer Abfolgen jedoch kaum möglich ist. Die Formengruppen sind weniger stammbaumartig, sondern vielmehr netzartig miteinander verbunden, was im evolutionstheoretischen Deutungsrahmen kaum zu erwarten ist.

Eine bemerkenswerte Fallstudie zur Aussagekraft der Evolutionslehre und zur Zwischenformen-Problematik im Bereich der Paläontologie.

Erhältlich im Buchhandel oder bei
SG Wort & Wissen • Rosenbergweg 29 • 72270 Baiersbronn
Telefon (0 74 42) 8 10 06 • Fax 8 10 08

Dipl.-Biol. Klaus Neuhaus
Rotkreuzstraße 39
85354 Freising
Tel. 08161/96045


## IMPRESSUM

**Herausgeber:**
Studiengemeinschaft Wort und Wissen e.V.,
Rosenbergweg 29, D–72270 Baiersbronn,
Tel. (0 74 42) 8 10 06, Fax (0 74 42) 8 10 08

**Redaktion:**
Dr. Harald Binder, Konstanz
Dr. Thomas Fritzsche, Göttingen
Dr. Reinhard Junker, Baiersbronn

**Korrespondenzadresse:**
Dr. Reinhard Junker, Rosenbergweg 29,
D–72270 Baiersbronn

**Graphik/Design:**
Regine Tholen AGD, Hüttenberg

**Druck und Bindung:**
Jaspis Druck Augsburg

**Erscheinungsweise und Bezugsbedingungen:**
Die Zeitschrift erscheint zweimal jährlich. Jahresbezugspreis DM 29,50; für Studenten DM 19,50; Preise **inkl.** Versandkosten und MwSt. Auslandspreise auf Anfrage. Einzelhefte: DM 17,– (inkl. Versandkosten). **Bestellungen** richten Sie an den Herausgeber. Das Abonnement kann mit einer Frist von drei Monaten zum Jahresende gekündigt werden. Die Kündigung muß schriftlich erfolgen.


**Alle Rechte vorbehalten.**

Die Verantwortung für den Inhalt tragen die jeweiligen Autoren. Der Herausgeber und die Redaktion identifizieren sich nicht zwangsläufig mit allen Details der Darlegungen.

Titelbild: Sambischer Kleingraumull (*Cryptomys* sp.), stillende Mutter. Mulle sind hochinteressante, „im Untergrund" lebende Tiere. (Das Foto wurde uns freundlicherweise von Prof. Dr. Hynek BURDA zur Verfügung gestellt.)

ISSN 0948-6135

# STUDIUM INTEGRALE journal

3. Jahrgang/Heft 2 – August 1996

## INHALT

*N. Pailer* — Das Alter der Welt. Ein Beitrag zum Stand der Debatte — 51
*S. Hartwig-Scherer* — Noch mehr „Großeltern"? Neue Funde und die Radiation der Australomorphen — 60
*K. Neuhaus* — Eusoziale Säugetiere – Nacktmulle im Untergrund — 65
*L. Loewe* — „Megaevolution" – Makroevolution – Mikroevolution — 71

### Kurzbeiträge

*M. Brandt* — Der Reptil-Säuger-Übergang – Probleme am Beispiel eines Kiefergelenkknochens — 76
*R. Junker* — Hinweise zur Flexibilität von Grundtypen — 78
*H. Ullrich* — Haeckel, Hox-Gene und Cladismus — 79
*P. Imming* — Die fehlenden Spiegelbilder — 82
*H. Binder* — Fossile DNA = Alte DNA? — 86
*F. Egli-Arm* — Neues Antlitz für die Venus — 87

### Streiflichter

Erstaunliche Fähigkeiten des Neandertalers — 89
Entstehung der Landpflanzen doch viel früher als bisher angenommen?
Vielzeller aus dem Präkambrium
Neue fleischfressende Dinosaurier aus Asien und Afrika — 90
Vielfalt im Urwald – durch Eiszeit ausgelöst?
Drastische Temperaturschwankungen während der Eiszeit
Gewaltiger Hangrutsch auf den Kanarischen Inseln — 91
Kleinschmidts Formenkreislehre
Der genetische Code ist optimal — 92
Retrotransposons beschleunigen Mikroevolution bei Stress
Mythos oder Geschichte? Erkenntnisse aus der Zeit der Patriarchen — 93
Tel-Dan-Inschrift neu datiert — 94

### Rezension

*Th. Fritzsche* — The mass extinction debates. How science works in a crisis (W. Glen) — 94

# EDITORIAL

Lassen sich Fragen zum Ablauf der Geschichte des Lebens umso besser lösen, je mehr Fossilien ergraben werden? Der Ruf nach mehr Fossilien ist nicht ungewöhnlich. Doch nicht selten haben neue Fossilien vertraute Vorstellungen in Frage gestellt oder Probleme, die bereits gelöst schienen, neu aufgeworfen. Hin und wieder stellt sich im Nachhinein heraus, daß evolutionäre Szenarien deshalb stimmig rekonstruierbar waren, weil die Daten zu *knapp* und die Deutungsmöglichkeiten *daher* so vielfältig waren. Diese Schlußfolgerung drängt sich in der Paläontologie immer wieder auf, sobald von generalisierenden Betrachtungen in Details gegangen wird. Beispielhaft zeigt dies Michael BRANDT in seinem Beitrag über einen Teilaspekt des vielzitierten postulierten Übergangs von Kiefergelenkknochen der Reptilien in Mittelohrknochen der Säugetiere auf. Schon allein die isolierte Betrachtung des „Schicksals" des Quadratums erlaubt keine widerspruchsfreie Stammbaumdarstellung; bei der Hinzunahme weiterer Merkmale wird die Situation für phylogenetische Rekonstruktionen noch erheblich schwieriger. Diese Situation findet sich in ganz ähnlicher Weise bei der vermuteten Entstehung der Walartigen (vgl. die letzte Ausgabe von Studium Integrale *journal*) oder auch bei den devonischen Landpflanzen (vgl. die soeben erschienene Studium Integrale-Monographie von Reinhard JUNKER über „Evolution früher Landpflanzen").

Neue Daten bringen also oft nicht nur Klärungen (manchmal nicht einmal dies), sondern werfen neue Fragen auf. Das gilt auch für die Astrophysik der letzten Jahre, die an Spannung nichts zu wünschen übrig läßt. Nach Auffassung vieler Wissenschaftler kann die Frage nach dem Alter der Welt heute nicht „abgehakt" werden – im Gegenteil: die Diskussion darüber ist in vollem Gange. Norbert PAILER zeichnet die Argumentationsfolge nach, anhand derer räumliche und zeitliche Vorstellungen über das Weltall begründet werden und stellt eine Reihe von Problemfällen im Weltbild der Kosmologen zusammen.

Bemerkenswerte Entwicklungen können in der Paläanthropologie verfolgt werden. Die Suche nach den „Urmenschen" stößt immer wieder auf breites Interesse. Die für diese Stellung im evolutionstheoretischen Rahmen aussichtsreiche Gruppe der Australopithecinen hat in den letzten Jahren reichlich „Nachwuchs" bekommen – mit dem Ergebnis allerdings, daß Stammbäume zu Büschen werden, wie Sigrid HARTWIG-SCHERER erläutert. Die neuen Funde bestätigen auch, daß der Gang von *Australopithecus* doch nicht so menschenähnlich war wie lange angenommen (wir berichteten darüber bereits ausführlicher in der letzten Ausgabe von Studium Integrale *journal*).

Von den fossilen zu den heute lebenden Organismen: Nicht gerade zu den schönsten Tieren gehören die Nacktmulle, aber dafür bestimmt zu den besonders interessanten. Erst seit 15 Jahren ist bekannt, daß die ausschließlich unterirdisch lebenden Tiere eusozial leben, also eine Lebensform ausüben, die bisher nur von einigen Insekten bekannt war: Es gibt eine Königin, sterile Arbeiter, die meisten Nachkommen wandern nie von den Eltern ab. Wie Eusozialität auf evolutivem Wege entstanden sein könnte, konnte bislang nicht befriedigend geklärt werden. Klaus NEUHAUS schildert und kommentiert die verschiedenen Theorien dazu und kommt zum Schluß, daß es plausibler ist, die komplexere eusoziale Lebensform als primär anzusehen, einfachere soziale Lebensformen dagegen als abgeleitet. Dabei schlägt er auch einen Bogen zur Grundtypenbiologie.

In einem theoretischen Beitrag geht es schließlich um das Dauerbrenner-Thema „Mikro- und Makroevolution". Die Evolutionsbiologen SZATHMÁRY und MAYNARD SMITH überraschten hierzu unlängst im renommierten Wissenschaftsmagazin *Nature* mit der provozierenden Behauptung, es sei aus theoretischen Gründen nicht zu erwarten, daß innerhalb evolutionärer Linien ein Komplexitätszuwachs mit der Zeit erfolgt; und es gebe auch keine empirischen Belege, daß dies geschieht. Sie diskutieren, wie es dennoch dazu kommen konnte, daß aus Bakterienzellen zellkernhaltige Zellen wurden, aus diesen wiederum Vielzeller usw. Ihr Artikel endet mit einer Liste offener Fragen anstelle fertiger Antworten. Wie Laurence LOEWE berichtet, wird die Darstellung der Probleme erstaunlich weit präzisiert, obwohl keine umfassenden Lösungen in Sicht zu sein scheinen.

Viel Gewinn und gute Anregungen bei der Lektüre wünscht Ihnen Ihre

Redaktion
Studium Integrale *journal*

# Das Alter der Welt. Ein Beitrag zum Stand der Debatte

*Norbert Pailer, Landstr. 24, 88719 Meersburg-Stetten*

*Zusammenfassung:* **Aufgrund neuerer Messungen der spektralen Rotverschiebung von Objekten der Galaxie M100 im Virgo-Cluster (Galaxienhaufen im Sternbild Jungfrau, einem Mitglied der lokalen Gruppe) wurde neuerdings von Kosmologen das Alter des Universums mit 8 - 11 Milliarden Jahren ermittelt. Aus der Sternentwicklung und Strukturbildung des Kosmos werden jedoch viel größere Alter abgeleitet, nämlich bis zu 20 Milliarden Jahren. Da die Sterne nicht älter sein können als der Kosmos, aus dem sie entstanden sein sollen, haben die Astronomen ein ernsthaftes Problem. Beispielsweise handelt es sich bei M92 um einen Kugelsternhaufen, dessen Sterne 16 - 19 Milliarden Jahre alt sein sollen. Entweder müssen die kosmischen Dimensionen, mit deren Hilfe das Alter bestimmt wird, falsch sein oder die Sternentwicklungsmodelle sind fragwürdig.**
**Das Auflösen dieses Altersparadoxons ist eines der drängendsten Probleme in der gegenwärtigen Astronomie. Hier können sicher sorgfältige Messungen, die vielfältigen Möglichkeiten der Raumfahrt und die Bereitschaft zum Umdenken weiterhelfen.**

## 1. Das Prinzip der Altersbestimmung

Die heute maßgeblichen Altersbestimmungen des Kosmos erhielten Anfang der 20er Jahre wichtige Anstöße mit der Entdeckung der zunehmenden Rotverschiebung der Spektrallinien bei zunehmender Entfernung. Sie wurde im Sinne des Doppler-Effekts als Expansionsbewegung interpretiert (vgl. Abb. 1)

Es ist offensichtlich, daß die Milliarden Galaxien an unserem Himmel nicht seit unendlicher Zeit von uns fortgeflogen sein können. Sie wären sonst bei den langen Zeiträumen unendlich weit entfernt. Unter der Annahme, daß der oben angesprochene Zusammenhang zwischen spektraler Rotverschiebung und der Entfernung allgemein besteht, ergäbe sich als Schlußfolgerung, daß es nach dieser Vorstellung Epochen gegeben haben muß, in denen die Galaxien ganz dicht zusammengedrängt waren. Zu einer noch früheren Zeit konnten bei diesem Modell die Galaxien, die Sterne, ja selbst die Atome, als einzelne Objekte gar nicht existieren. Die gesamte Materie muß im Kontext dieser Modellvorstellung einmal ein ganz kleiner, extrem heißer Feuerball aus „Materie" in einem exotischen Zustand gewesen sein, bevor eine gewaltige Explosion den Anstoß zu einer bis heute weiterlaufenden Expansion des Weltalls gegeben hat. Diese Idee liegt dem Urknallmodell zugrunde. Alle Fragen nach dem Grund für einen Urknall, nach seinem „Woher" oder „Vorher", sind jedoch naturwissenschaftliches Sperrgebiet.

Will man sich ein anschauliches Bild von diesen modellhaften Vorgängen machen, muß man ein wenig abstrahieren, denn nicht die Galaxien bewegen sich durch den Raum; man spricht vielmehr davon, daß der Raum expandiert und die Galaxien mitbewegt werden.

Es ist also nicht wie bei der Explosion einer Bombe, bei der Splitter auseinanderfliegen. Die Galaxien verhalten sich eher wie Rosinen in einem aufquellenden Hefeteig. Dort bewegen sich die Rosinen nur deshalb fort, weil sich der Teig aufbläht – und nicht aus eigenem Antrieb. Alle Rosinen entfernen sich voneinander, und zwar so, daß für einen Beobachter auf irgendeiner Rosine die Fluchtbewegung durch das Hubble-Gesetz beschrieben wird: Je weiter entfernt die andere Rosine ist, um so schneller scheint sie sich wegzubewegen. Diese Beobachtung gilt für jede Rosine, so daß keine das Recht hat, sich aufgrund dieser Beobachtung als Zentrum des Kuchens zu fühlen.

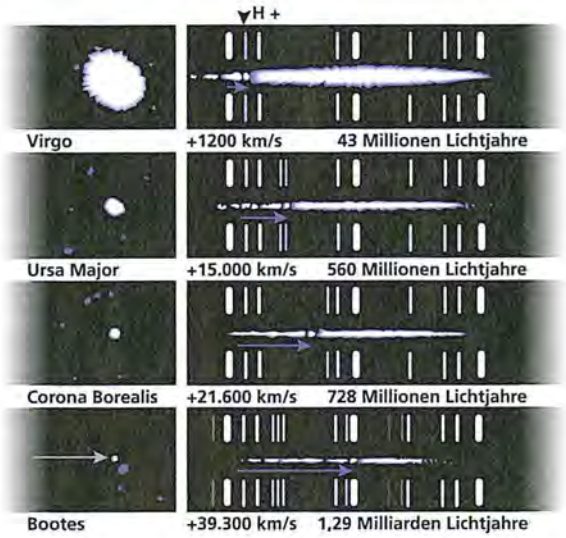
Die Aufgabe des Astronomen, die Größe der heutigen Ausdehnung des Universums zu messen, ist im Prinzip die gleiche wie die, das Aufgehen des Hefeteiges in Zahlen zu fassen. Unserer Anschauung nach liegt der Rosinenkuchen jedoch näher als das unermeßliche Universum, wenngleich beide Vorgänge mathematisch nicht äquivalent sind.

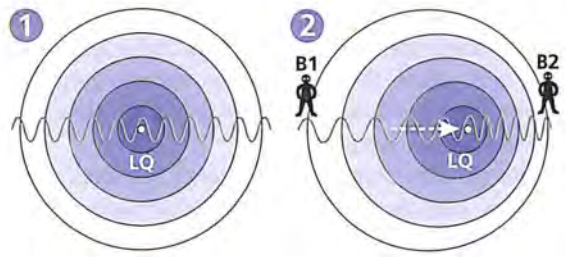
In diesem Sinne sind die Galaxien lediglich „Markierungsbojen", die dem Astronomen die Ausdehnung des Raumes andeuten. Kosmologen bestimmen nun das Alter des Universums durch Messung der galaktischen Bewegung. Sie finden die Reisezeit einer Galaxie seit dem Urknall – was im Urknallmodell identisch ist mit dem Weltalter – durch Division der Entfernung durch die Geschwindigkeit.

Fehler in der Geschwindigkeits- oder Entfernungsmessung führen zu falschen Altern, weshalb Durchschnittswerte von ausgewählten Galaxien zugrundegelegt werden. Die so gewonnene Expansionsrate nennt man Hubble-Konstante $H_0$ in Einheiten von km/sec/Millionen Lichtjahre. Allerdings war sie historisch alles andere als konstant (jeweils



Stud. Int. J. 3 (1996), 51 – 59



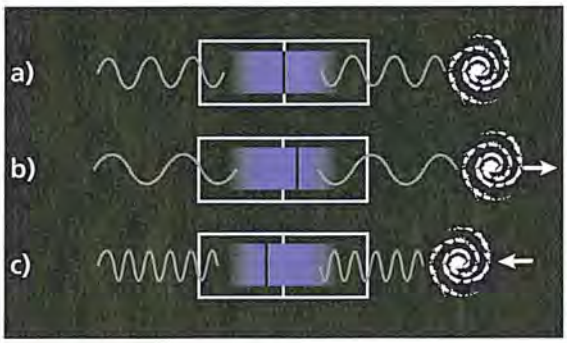




*Abb. 1 oben: Beispiel rotverschobener Spektren. Verschiebung der Spektrallinien (H- und K-Linien des ionisierten Kalziums) in Abhängigkeit der zugeordneten Entfernungsgeschwindigkeit von vier verschiedenen Galaxien. Man beachte die im mittleren Feld angedeutete Linienstruktur, deren Verlagerung der Pfeil ausweist. (Hale Observatories)*

*Mitte: Dopplerprinzip.*

1. *Ruhende Lichtquelle LQ; die Wellen breiten sich mit derselben Frequenz nach allen Seiten aus.*
2. *Die Lichtquelle LQ bewegt sich relativ zu den beiden Beobachtern B1 und B2; B1 erhält die Wellen kleinerer Frequenz, B2 solche mit höherer Frequenz.*

*Unten: Hier ist dieses Prinzip auf drei Beobachtungsfälle angewandt:*

a) *aus einem unverschobenen Spektrum wird auf eine (relativ zum Beobachter) ruhende Galaxie geschlossen;*
b) *ein rotverschobenes Spektrum wird als Fluchtgeschwindigkeit interpretiert;*
c) *ein blauverschobenes Spektrum wird als ein uns entgegenkommendes Objekt verstanden.*

*Fall b) ist die allgemeine Situation von Objekten in größerer Entfernung.*

neuere Messungen ergaben tendenziell immer niedrigere Werte). Dennoch verbirgt sich hinter ihr – im wahrsten Sinn des Wortes – Weltbewegendes. Abb. 2 zeigt den geschichtlichen Verlauf der Bestimmung des Hubble-Wertes. Der beste Wert für $H_0$ ergibt sich als Mittelwert aus Messungen an möglichst vielen Galaxien, um die Beobachtungsfehler durch individuelle Expansion (der allgemeinen Expansion überlagerte Zufallsbewegungen) gering zu halten. Das Alter des Universums ist dann $1/H_0$, das sog. Hubble-Alter; es ist genauer gesagt das Alter, welches ein expandierendes Universum hätte, wenn dieses keine Materie beinhalten würde.

Aber Sterne und Galaxien füllen unser Universum. Deren Gravitationswirkung reduziert die Expansionsgeschwindigkeit mit der Zeit. Dieser Effekt bedeutet in der Umkehrung, daß Galaxien in der Vergangenheit schneller gewesen sein müssen als heute (größeres $H_0$). Deshalb ist das aktuelle Alter ($1/H_0$) kleiner als das Hubble-Alter. Es wird mit „wahrscheinlich kleiner als 2/3 des Hubble-Alters" angenommen (JAYAWARDHANA 1993). Dieser Wert ist abhängig von der gesamten Materiedichte des Kosmos.

## II. Die Ausgangsgrößen Geschwindigkeit und Entfernung von Objekten

Auch wenn man die Urknallvorstellung voraussetzt, ist das Hubble-Alter nur so genau, wie die Zahlen, von denen es abgeleitet ist, nämlich die Geschwindigkeit und die Entfernung der Objekte. Deshalb müssen wir über diese zwei Größen nachdenken.

**1. Die Geschwindigkeitsbestimmung.** Wenn die Rotverschiebung in den Spektren des Sternenlichts als Doppler-Verschiebung interpretiert wird, ist deren Geschwindigkeitsbestimmung relativ einfach. (Es ist allerdings nicht auszuschließen, daß für weit entfernte, massereiche Objekte andere Wechselwirkungen zwischen Licht und Materie eine Rolle spielen.) Bewegungen von uns weg verschieben Linien eines Spektrums zu längeren, sprich röteren Wellenlängen, wogegen Bewegungen auf uns zu mit einer Blauverschiebung, d. h. einer Verkürzung der Wellenlängen, verbunden sind (Abb. 1). Fast alle Galaxien zeigen offensichtlich eine Rotverschiebung.

Allerdings gibt es auch andere Deutungen der Rotverschiebung, auf die hier nicht näher eingegangen wird (z. B. durch Materiebrücken verbundene Objekte mit deutlich unterschiedlicher Rotverschiebung, PAILER 1996, ARP 1987). So eindeutig und einfach, wie die Methode auch klingen mag, die Diskrepanz ihrer Ergebnisse gibt immer wieder

Anlaß zu Diskussionen. So schreibt Steven WEINBERG in seinem bekannten Buch „Die ersten drei Minuten – Der Ursprung des Universums" (WEINBERG 1979): „Ich möchte nicht den Eindruck erwecken, als seien sich alle in der Interpretation der Rotverschiebung einig. Tatsächlich beobachten wir nicht, daß sich die Galaxien von uns entfernen; alles, dessen wir uns sicher sind, ist die Tatsache, daß die Linien in ihren Spektren zum Roten, also zu längeren Wellenlängen hin, verschoben sind. Daß die Rotverschiebungen irgend etwas mit Dopplerverschiebungen oder mit einer Expansion des Universums zu tun haben, wird von führenden Astronomen bezweifelt. Halton ARP vom Hale-Observatorium hat nachdrücklich darauf hingewiesen, daß es Gruppen von Galaxien am Himmel gibt, in denen einige Galaxien eine sehr abweichende Rotverschiebung aufweisen; falls diese Gruppen echte physikalische Assoziationen von benachbarten Galaxien sein sollten, dürften sie kaum grob abweichende Geschwindigkeiten haben. Darüber hinaus hat Maarten SCHMIDT 1963 festgestellt, daß eine bestimmte Klasse von Objekten, die wie Sterne aussehen, gleichwohl enorme Rotverschiebung aufweist, in einigen Fällen über 300%! Falls diese 'quasi-stellaren Objekte' soweit entfernt sein sollten, wie man aus ihrer Rotverschiebung annehmen muß, müßten sie unglaubliche Energien emittieren, um so hell zu erscheinen. Schließlich kann man darauf hinweisen, daß es bei wirklich großen Entfernungen nicht leicht ist, das Verhältnis zwischen Geschwindigkeit und Entfernung zu bestimmen." So weit Steven WEINBERG. Dieses Zitat verdeutlicht, mit welcher Unsicherheit die Bestimmung der Ausgangsgröße „Geschwindigkeit" behaftet ist. Auch wenn obiges Zitat nicht aus jüngster Zeit stammt, ist keines der Argumente bisher widerrufen worden.

**2. Wie man das Weltall ausmißt.** Im Vergleich zur Rotverschiebungs- bzw. der daraus abgeleiteten Geschwindigkeitsbestimmung ist die Entfernungsbestimmung eine noch delikatere Aufgabe. Sie beruht im wesentlichen auf Schätzungen und Annahmen. Wir können jedoch über Sterne fast nichts aussagen, wenn wir nicht wissen, wie weit sie von uns entfernt sind. Woher soll der Astronom wissen, wie lange die kosmische Reise von Photonen aus den winzigen Lichtfleckchen am Himmel gedauert hat, ehe sie einen Tupfer auf seine Fotoemulsion geätzt haben? Für ein unbewaffnetes Auge kann ein unscheinbares Lichtpünktlein am Himmel der benachbarte Mars sein, der nur Sonnenlicht reflektiert, oder es kann ein Gebilde sein, das soviel Licht aussendet wie eine ganze Galaxie, das aber so weit in der Tiefe des Raumes steht, daß die Entfernung nicht mehr die volle Pracht seiner Erscheinung erkennen läßt. Hier sollen die wichtigsten Stufen der Entfernungsskala in Form einer kosmischen Sprossenleiter diskutiert werden.

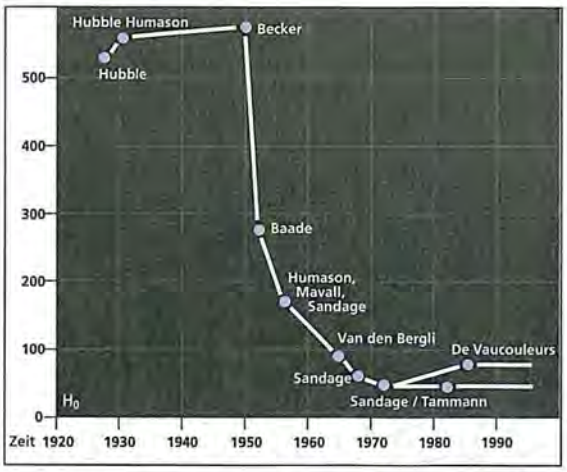



*Abb. 2: Historische Varianz der Hubble-„Konstanten". Je tiefer man in den Raum hinausschauen konnte und je ausgefeilter die Meßmethoden wurden, um so tiefer sank die „Konstante" $H_0$, das heißt, das Universum wurde größer und älter.*

**Erste Sprosse der kosmischen Leiter: Radarmessungen.** Die Vermessung unseres Sonnensystems ist heute im Zeitalter der Elektronik relativ unproblematisch. Man peilt z. B. die Venus mit Radar an und benutzt das Gesetz, das schon Kepler zu Anfang des Dreißigjährigen Krieges gefunden hat. Die Entfernung Erde – Sonne von rund 150 Millionen Kilometern ist bis auf wenige Kilometer genau bekannt.

**Zweite Sprosse der kosmischen Leiter: Triangulation.** Der nächste Schritt geht von unserem Sonnensystem zu den Sternen unserer Milchstraße. Der Astronom wendet zunächst die Methode der Parallaxe an. Diese rein geometrische Methode benutzt die genau bekannte Entfernung zwischen Sonne und Erde als Basislänge. Da sich die Erde im Laufe eines Jahres um die Sonne bewegt, sehen wir die nahen Sterne im Laufe der Zeit aus immer etwas verschiedenen Richtungen. Über Triangulation (s. Abb. 3) läßt sich die Methode der „kosmischen Landvermessung" bis auf Entfernungen von etwa 300 Lichtjahren vorantreiben. Sie wurde insbesondere durch den Astrometrie-Satelliten Hipparcos in den Jahren 1989 bis 1993 verfeinert.

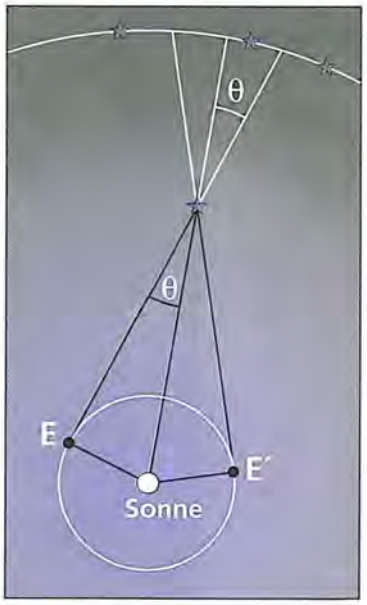



*Abb. 3: Messung der Parallaxe von Sternen. Der die Erde umkreisende Astrometrie-Satellit Hipparcos vermaß jenseits der störenden Atmosphäre in den gegenüberliegenden Positionen E und E' die Stellung von Objekten vor der Himmelssphäre über den Winkel θ.*

**Prinzip des Vermessens großer Entfernungen:** Mit sog. „Standard"- oder „Einheits-Kerzen" wird ein Weitergehen erreicht. Wenn man einen Helligkeits-Standard hat, braucht man nur noch zu schauen, wie hell er in einer weiteren Galaxie ist. Daraus kann man deren Entfernung ableiten. Im Prinzip wieder sehr einfach; praktisch jedoch teilweise problematisch, wie nachfolgend gezeigt wird.

**Dritte Sprosse der kosmischen Leiter: Delta-Cephei-Sterne.** Daß man überhaupt weiter in den Tiefen des Raumes Entfernungen bestimmen kann, grenzt fast an ein Wunder. Aus Gründen, die man bislang nicht so ganz verstanden hat, zeigen pulsierende (helligkeitsveränderliche) Sterne vom Typ Delta-Cephei eine merkwürdige Eigenschaft: Zwischen der Periode ihrer Schwingung und der Leuchtkraft besteht eine direkte Beziehung. Da man durch geduldiges Beobachten eines Delta-Cephei-Sterns

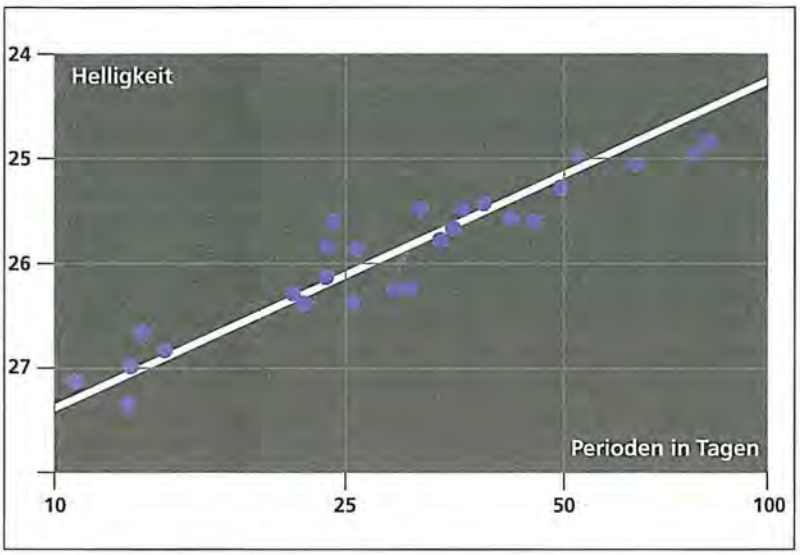
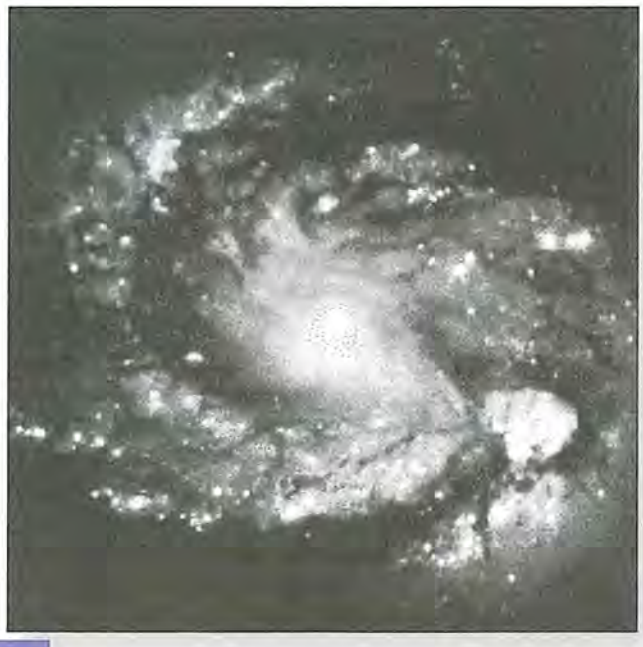



*Abb. 4: Cepheiden sind veränderliche Sterne: Ihre Helligkeit zeigt rhythmische Schwankungen. Diese „Perioden-Leuchtkraft-Beziehung" erlaubt Rückschlüsse auf die Entfernung des Sterns. Die Grafik zeigt die neuen Meßpunkte der in der Galaxie M100 beobachteten Cepheiden und aus der großen Magellanschen Wolke.*

seine Pulsationsperiode (eine Bewegung, die aus dem Zusammenspiel von Schwerkraft und Gasdruck abgeleitet wird) bestimmen kann, folgt aus der in Abb. 4 gegebenen Beziehung direkt seine über eine Periode gemittelte Leuchtkraft. Vergleicht man sie mit der mittleren Helligkeit des Sterns am Himmel, kann daraus seine Entfernung abgeleitet werden. Da Delta-Cephei-Sterne relativ leuchtkräftig sind – sie sind 10.000mal leuchtkräftiger als die Sonne – können sie nicht nur in den fernsten Winkeln unserer Milchstraße gesehen werden; das Auf und Ab ihrer Helligkeit läßt sie selbst unter den Sternen anderer Galaxien auffallen. Diese Methode ist mit einigem Erfolg bis zu Entfernungen von 25 Millionen Lichtjahren anwendbar. Wie bedeutsam eine Entfernungsbestimmung mit Hilfe von Cepheiden sein kann, hat im Oktober 1994 das Hubble Space Telescope HST demonstriert. Es hat damit gleichzeitig einen Beitrag zu seiner eigentlichen Bestimmung, nämlich der Entfernungsmessung, geleistet. Damals konzentrierten sich die Messungen auf die Galaxie M100 im Virgo-Galaxienhaufen. Ein Bild dieses Objekts, aufgenommen mit dem HST, ist in Abb. 5 gezeigt. Eine ungewöhnlich große Zahl von 20 Cepheiden wurde beobachtet. Sie sind so weit entfernt, daß sie erst mit dem weltraumgestützten, optisch besten Teleskop ausgemacht werden konnten.

*Abb. 5: Galaxie M 100 im Virgo-Galaxienhaufen, in der das HST-Weltraumteleskop 20 Cepheiden-Sterne vermessen hat.*



**Das Hubble-Teleskop und das Hubble-Alter. Der aktuelle Stand der Ermittlungen.** Die Astronomen sprechen von den bisher genauesten Entfernungsmessungen. Etwa 40.000 Sterne mußten bei der Suche nach diesen 20 hellen Veränderlichen inspiziert werden. Aus den Messungen der Lichtkurven in Abb. 6 hat man die Leuchtperioden und über die Perioden-Leuchtkraft-Beziehung letztlich die Entfernungen dieser Sterne zu 17,1 Mpc oder 56 Millionen Lichtjahre ermittelt. Damit ist M100 zur Zeit die entfernteste Galaxie, in der Cepheiden-Veränderliche genau vermessen worden sind.

Bislang haben die besten bodengebundenen Beobachtungen Cepheiden in nahen Galaxien innerhalb eines Radius von 12 Millionen Lichtjahren entdeckt. Jedoch führen alle Galaxien in diesem Gebiet aufgrund gegenseitiger Massenanziehung nahestehender Galaxien zusätzliche Bewegungen aus. Um solche Störungen möglichst auszuschließen, muß man Cepheiden beobachten, die mindestens 30 Millionen Lichtjahre von unserem System entfernt sind. Genau dies hat das HST erstmals an Objekten von M100 ermöglicht.

Unsicherheiten dieser bislang genauesten Messungen liegen insbesondere in unserer Unkenntnis begründet, ob die Rotverschiebung von M100 identisch ist mit der mittleren Rotverschiebung des relativ großen Virgo-Clusters. Auch diese Rotverschiebung ist möglicherweise aufgrund lokaler Gravitationswirkungen verfälscht, die sich der radialen kosmischen Fluchtgeschwindigkeit untrennbar überlagern. Deshalb hat man zur Absicherung der Rotverschiebungsmessung Werte des etwas weiter entfernten Coma-Galaxienhaufens herangezogen, dessen relativer Abstand zum Virgohaufen aufgrund von Beobachtungen im Radiowellenbereich mit weniger Unsicherheiten behaftet ist.

Im Rahmen des kosmologischen Standardmodells bedeutet der ermittelte hohe Wert der Hubble-Konstanten ein Alter von 11-12 Milliarden Jahren für ein Universum mit kleiner Materiedichte und etwa 8 Milliarden Jahre für eines mit hoher Dichte. Dieses eine Beobachtungsergebnis hat das Weltalter durch eine der bewährtesten Methoden aufgrund dieser Messungen bereits um etwa Faktor 2 verjüngt; denn eine verbesserte Entfernungsbestimmung des Virgo-Clusters ist ein kritischer

Meilenstein für die außergalaktische Entfernungsskala. Bis heute muß allerdings die Frage offen bleiben, wie eine unterschiedliche chemische Zusammensetzung der Cepheiden in verschiedenen Galaxien deren Helligkeit und damit die Entfernungsbestimmung beeinflußt. „Beide Werte [8 bzw. 11-12 Milliarden Jahre] führen zu dem Dilemma, daß unser Universum jünger wäre als die ältesten Sterne unserer Milchstraße bzw. die ältesten Kugelsternhaufen – ein Ding der Unmöglichkeit. Außerdem bereiten kleine Alterswerte den derzeitigen Theorien Schwierigkeiten, die versuchen, Entstehung und Entwicklung großräumiger Strukturen im Universum zu beschreiben" (ADORF 1995).

Über einen Ausweg aus diesem Widerspruch denken die Astronomen intensiv nach. Es gibt konkrete Pläne, Vergleichsmessungen an dem zur südlichen Himmelssphäre gehörenden Fornax-Cluster aufzunehmen. „Whatever Fornax gives for the Hubble constant should carry a lot more weight than any single determination from Virgo ever could", sagt Barry MADORE vom Caltech (CROSWELL 1995).

Aufgrund der unterschiedlichen Größe beider Haufen ergeben sich Vorteile für Fornax. Wie in Abb. 7 angedeutet, sind beide etwa gleich weit von unserer Milchstraße entfernt. Der Fornax-Cluster ist allerdings wesentlich kompakter, so daß man für die Entfernungsbestimmung jede seiner Spiralgalaxien nehmen kann. Deshalb wird die Unsicherheit bezüglich der Lage eines Objekts innerhalb des Clusters um einen Faktor von etwa zwei kleiner sein. Zur Ermittlung der lokalen Gravitationseinflüsse ist es auch entscheidend, daß man eine Kontrollmessung auf der gegenüberliegenden Seite unserer Galaxie durchführt.

Allerdings hat Fornax deutlich weniger Galaxien als Virgo. Eine Untersuchung aus dem Jahre 1988 zeigte nur 235 in Fornax im Vergleich zu 1 170 in Virgo. Die Durchmusterung zeigte nur 17 für Cepheiden verdächtige Spiralgalaxien und nur ein paar wenige werden sich für die Zwecke der Messung als tauglich erweisen. So können Sterne in Galaxien in der Position der Kantenstellung wegen der umgebenden Gas- und Staubdichte nicht vermessen werden, weil sie die Untersuchungen verfälschen. Trotzdem ist man zuversichtlich, brauchbare Sterne zu finden. Dies wäre eine echte Gegenprobe zu Messungen im Virgo-Cluster. „Virgo is going to answer it and Fornax is going to nail it ... If they don't, that will signal trouble" (CROSWELL 1995).

**Vierte Sprosse der kosmischen Leiter: Supernovae.** Um in noch größere Tiefen des Raumes vorzustoßen, weckt eine weitere Methode Hoffnungen: Supernovae sind Sterne, die gegen Ende ihrer Existenz in einer gewaltigen Explosion zerissen werden und dabei – je nach Typ – eine bestimmte maximale Helligkeit erreichen, so daß ihr Lichtmaximum offenbar eine geeignete Einheitskerze darstellt. Eine Typ-Ia-Supernova ist mehrere Magnituden heller als Cepheiden. Wenn diese Sterne von einem Begleitstern genug Material aufgesammelt haben, explodieren sie in einem katastrophalen Vorgang, der nahezu den gesamten Stern zerreißt.

Stabile Sterne sind dann in einem Gleichgewichtszustand, wenn zwischen ihrem inneren Druck und ihrer eigenen Gravitation Gleichgewicht herrscht. Eine Störung dieser Balance ist die grundlegende Ursache für die erwähnte Sternexplosion. Wenn der Druck, der von der durch Kernreaktion erzeugten Hitze des inneren Sternmaterials stammt, – so das heutige Verständnis – plötzlich stark zunimmt, expandiert der Stern rasch. Das damit verbundene Ansteigen der Sternoberfläche und die Zunahme der Energieproduktion haben ein plötzliches Ansteigen der Sternhelligkeit zur Folge. Bei Expansionsgeschwindigkeiten um 10.000 km/sec wächst der Stern dann schnell von etwa Sonnengröße in nur einem Tag auf den Durchmesser des ganzen Sonnensystems an, wobei seine Oberfläche in dieser kurzen Zeit um ein Vielmillionenfaches zunimmt. Für die Dauer einer Woche kann eine Supernova die ganze Galaxie, in der sie steht, überstrahlen.

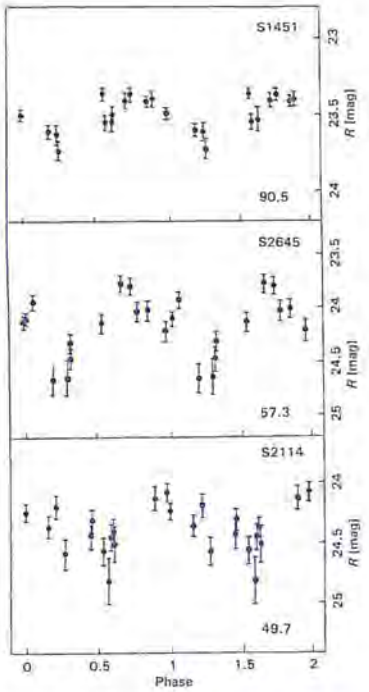



*Abb. 6: Lichtkurven eines veränderlichen Cepheiden in der Spiralgalaxie M 100. Der Cepheide ändert seine Helligkeit zwischen 24,5 und 23,5 Magnituden. Die Periodendauer ist ein direktes Maß für seine absolute Helligkeit. (Nach ADORF 1995)*

Supernovae sind relativ seltene Erscheinungen. Man entdeckt etwa nur eine pro hundert Jahren in einer durchschnittlichen Galaxie. So wurde auch die aufsehenerregende Supernova im Februar 1987 in der Großen Magellanschen Wolke genau vermessen. Sie half, die Vorgänge beim Kollaps eines Sterns besser zu verstehen und damit die Entfernungsmessung mit dieser physikalischen Methode weiter zu verbessern. Leider sind Supernovae wesentlich schwächer als die hellsten Haufengalaxien, so daß sie bis heute noch nicht bis in große Entfernungen beobachtet werden konnten.

Weiterhin ist der Sprung von Cepheiden zu Supernovae nicht eben eine Sprosse auf der kosmischen Leiter. Dazwischen liegt im Grunde eine ganze Leiter. Denn Cepheiden werden normalerweise in relativ nahestehenden Galaxien beobachtet, und da sich Supernovae so selten ereignen, müssen Astronomen sie in der größeren Zahl von weiter entfernten Galaxien suchen. Weiterhin ist die maximale Helligkeit der Supernovae mit Unsicherheiten behaftet.

Diese Lücke in der kosmischen Leiter hat die Astronomen zu andern Methoden greifen lassen, die ihnen helfen, die Lücke zu schließen. Die sog. Tully-Fisher-Methode benutzt die Tatsache, daß massivere Galaxien generell heller sind und

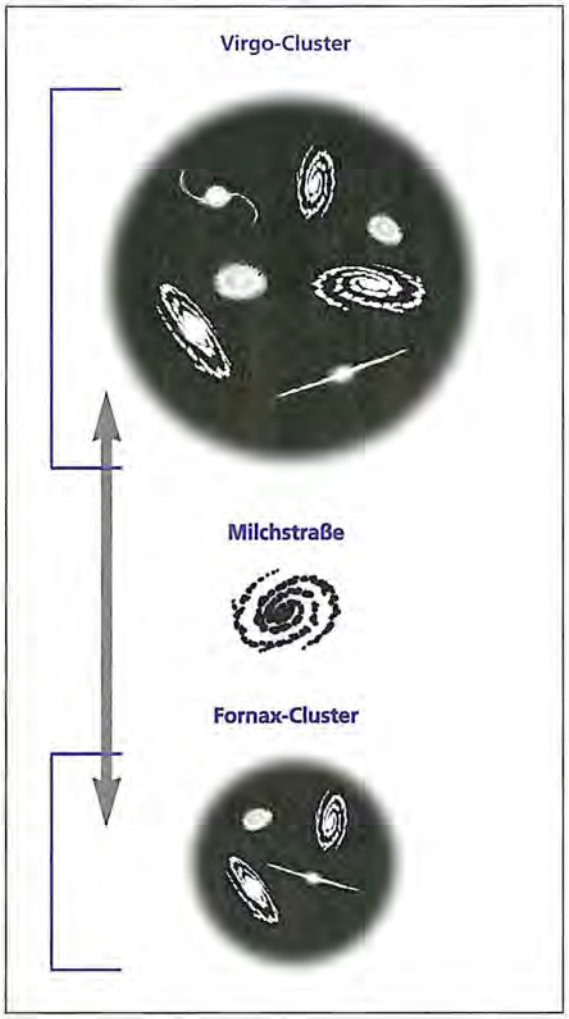



*Abb. 7: Das Tiefenproblem. Fornax ist so kompakt, daß jede andere Galaxie sich in durchschnittlicher Distanz vom Cluster bewegt. Dies trifft jedoch nicht auf den viel größeren und komplexer strukturierten Virgo-Cluster zu. Dieses Problem macht es schwieriger für die Astronomen, die Hubble-Konstante aufgrund von Messungen am Virgo-Cluster allein zu berechnen.*

schneller rotieren als weniger massive Objekte. Radioastronomen ermitteln die Rotationsrate mit Hilfe der 21-cm-Spektrallinie, die vom Wasserstoff der Galaxien emittiert wird. Je breiter diese Linie ist, umso schneller rotiert die Galaxie und um so massiver ist sie. Der Vergleich der so ermittelten Helligkeit mit der beobachteten ergibt dann die Ermittlung der Distanz. Die Tully-Fisher-Formel gibt Werte für die Hubble-Konstante, die zwischen 15 und 30 Kilometern pro Sekunde und Millionen Lichtjahre liegen und die zu Weltaltern von 14-7 Milliarden Jahren führen. „Aber" – so führt Ray JAYAWARDHANA (1993) an – „sie sind zu ungenau."

**Fünfte Sprosse der kosmischen Leiter: Planetarische Nebel.** Seit einigen Jahren versuchen die Astronomen mit Planetarischen Nebeln als Standardkerzen weiterzukommen. Diese haben mit Planeten nichts zu tun, sondern sind große Hüllen glühender Gase, die gelegentlich um alte Sterne beobachtet werden. Abb. 8 zeigt eine aktuelle Aufnahme des „Katzenauges" vom HST aufgenommen. Diese sterbenden Sterne stoßen Schalen von Gas ab, da sie nicht massiv genug sind, um in einer Supernova zu explodieren. Die Beobachtung läßt darauf schließen, daß die Leuchtkraft der Hüllen untereinander vergleichbar und so hell ist, daß sie auch in großen Tiefen des Raumes vermessen werden können. Zudem kommt den Astronomen zu Hilfe, daß ein dominantes Charakteristikum in ihrem Spektrum sie eindeutig identifizieren läßt. So hat das Team um George JACOBY bereits 1992 den Virgo-Cluster mit Planetarischen Nebeln vermessen und einen Wert gefunden, der mit den neuesten Messungen des HST übereinstimmt (JAYAWARDHANA 1993).

Neben der Unsicherheit der Altersbestimmung aus unterschiedlichen Entfernungsbestimmungsmethoden bringt das bisherige Verständnis der Sternentwicklung weitere Unsicherheiten ein. So kommen die Kosmologen trotz intensiver Suche nach besseren Methoden auf ein Alter des Universums, das mit ca. 10 Milliarden Jahren deutlich jünger ist als die ältesten Sterne mit 16-20 Milliarden Jahren.

## III. Datierungsmethoden über den Sternaufbau

**Die Halosterne.** Die ältesten beobachtbaren Sterne sind die Halosterne. Sie umgeben unsere Milchstraße bis zu einer Entfernung von etwa 100.000 Lichtjahren. Sie bewegen sich, wie in Abb. 9 schematisch gezeigt ist, um das Zentrum der Milchstraße und füllen im Gegensatz zum Hauptanteil der Materie, die in einer Scheibe konzentriert ist, den ganzen Raumwinkel aus. Sie bilden bevorzugt Kugelsternhaufen. Die Astronomen gehen davon aus, daß sie gleichzeitig entstanden sind und damit gleiches Alter haben. Aber massenreiche Sterne in dem Halo verbrauchen ihren nuklearen Brennstoff schneller als massenärmere Sterne und werden dann zu Riesensternen. Deshalb beobachten die Astronomen, welche Sterne sich jetzt durch Aufblähen in Riesensterne umwandeln, und vergleichen das Ergebnis mit theoretischen Vorhersagen bzgl. ihrer Entwicklung. Da eine Einzelsternbeobachtung unter anderem wegen der unterschiedlichen Größe zu größeren Fehlern führen würde, vermessen sie eine möglichst große Anzahl von Temperatur- und Helligkeitsdaten in gleichen Kugelsternhaufen und vergleichen diese mit Ergebnissen theoretischer Ableitungen. Unterschiedliche Forschergruppen arbeiten sich nach dieser Methode vor. Eine italienische Gruppe hat so z. B. für M92 ein Alter von 19 Milliarden Jahren ermittelt.

Ein solches Ergebnis steht in drastischem Konflikt zu den diskutierten „Entfernungsaltern" (Abschnitt II). Sicher, es gibt Aspekte, die Halo-Sterne älter aussehen lassen können, als sie es wirklich sind. Z. B. kann die Diffusion schwererer Elemente als Wasserstoff und Helium, wie Lithium dazu dienen, daß diese eher zum Zentrum konzentriert sind als die leichteren. Durch die Metallizität der Elemente kann der Energietransport vom

Zentrum zur Oberfläche verändert werden und damit die Helligkeit und die Temperatur des Sterns. Deshalb könnte die Diffusion zu einer falschen Eichung von Sternhelligkeit und Temperatur führen. Die Einführung einer Korrektur hat tatsächlich das Alter auf minimal 16 Milliarden Jahre reduziert, aber den Alterskonflikt nicht aufgehoben.

Neueste Messungen an Kugelsternhaufen mit dem Hubble-Weltraumteleskop haben für eine weitere Überraschung gesorgt: Obwohl die Kugelsternhaufen zweifellos Heimstätte einer überalterten Sterngeneration sind, enthüllten jüngste Beobachtungen helle, blau leuchtende und daher jung erscheinende Sterne. Diese sogenannten Blue Stragglers (Blaue Ausreißer) wurden in über 20 Kugelsternhaufen der Milchstraße gefunden. Bei den neu entdeckten Objekten handelt es sich deshalb wohl kaum um eine Laune der Natur.

Die Lebenserwartung leuchtkräftiger blauer Sterne beträgt nur wenige Zehnmillionen Jahre und ist damit weit kürzer als das Alter von Kugelsternhaufen; sie können damit nicht gleichzeitig entstanden sein. Daß es sich bei den neu entdeckten Objekten um junge Sterne handelt, ist aber wenig wahrscheinlich, weil die interstellare Materie – also der Rohstoff für neue Sterne – nicht einmal mehr in Spuren vorhanden ist (BÜHRKE 1996).

Das ist eine echte Zwickmühle für die Kosmologen: Irgendwie müssen die alten Mitglieder eines Kugelsternhaufens eine Art Jungbrunnen gefunden haben. Wie soll diese Entdeckung in den Rahmen einer Entwicklungsvorstellung Eingang finden? Befriedigende Lösungen werden auf sich warten lassen.

**Kohlenstoffreiche Sterne mit großer Rotverschiebung.** Der Nachweis von Kohlenstoff und anderen schweren Elementen in den entferntesten Quasaren zwingt die Kosmologen zu der Vorstellung, daß es etwa eine Milliarde Jahre nach dem Zeitpunkt des postulierten Urknalls, als die ersten Quasare auftauchten, bereits mehrere Generationen massereicher, kohlenstoffproduzierender Sterne existiert haben müssen. Bisher fehlt von ihnen jede Spur.

Je tiefer die Astronomen bei ihren Beobachtungen in den Weltraum vordringen – oder um im Modell zu bleiben – sich dem Urknall nähern, desto weniger Kohlenstoff sollten sie messen. Jeder weitere Quasar mit schweren Elementen in immer größerer Entfernung stellt das Urknallmodell auf eine harte Probe.

Auf geradezu dramatische Weise hat sich durch Beobachtungen des ESO-Observatoriums im chilenischen La Silla der Konflikt vertieft. Wie im Sommer 1995 berichtet, hat man die bisher entfernteste Galaxie entdeckt. Das Sternsystem soll 11-15 Milliarden Lichtjahre von der Erde entfernt sein. Das Sternsystem muß also nach der Urknallvorstellung früh entstanden sein, dennoch enthält es neben

*Der sterbende Stern „Katzenauge" als sog. Planetarischer Nebel zur Entfernungsbestimmung.*

Silizium und Schwefel. Diese deuten darauf hin, daß schon sehr früh Sterne entstanden und gestorben sein müssen.[1]

**Wohlgeformte Galaxien am Rand der Welt.** „Hubble Unveils New Cosmic Puzzle" war die Überschrift eines Berichtes in Aviation Week & Space Technology (ASKER 1994), das über die Beobachtung von elliptischen Galaxien am Rande des beobachtbaren Universums berichtete. In einer Entfernung von rund 14 Milliarden Lichtjahren hat man wohlgeformte elliptische Galaxien entdeckt, jedoch keine Spiralgalaxie. Sie scheinen alte, rote Sterne zu beherbergen, die nahezu zeitgleich mit dem Urknall (oder kurz danach, je nach angenommenem Alter) entstanden sein müssen. Oder es ist etwas falsch mit der Entfernungsskala? Der leitende Wissenschaftler Duccio MACCHETTO: „Its's just not possible to make sense of it yet."

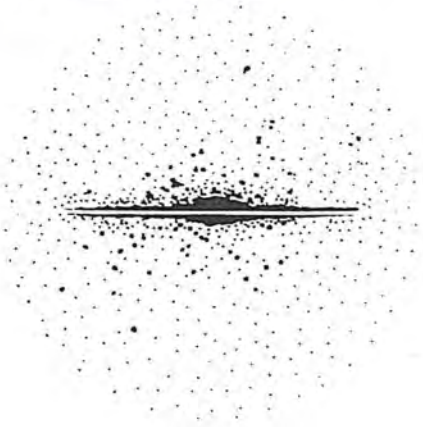


*Abb. 9: Die Gasstaubscheibe unserer Milchstraße ist von einer kugelförmigen Ansammlung von alten, sogenannten Halosternen umgeben.*

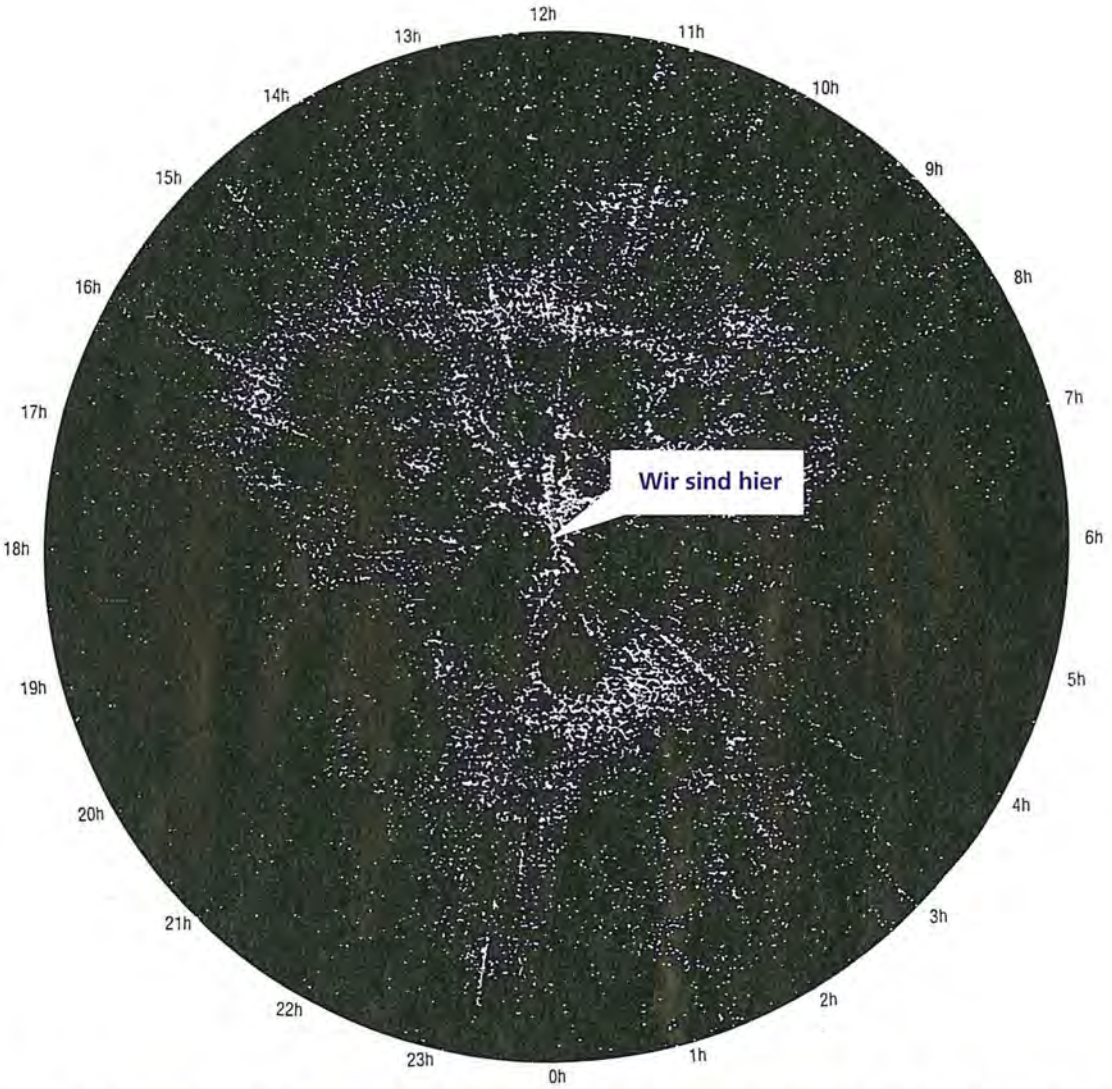



*Abb. 10: Die „neueste Karte des Kosmos". Diese runde Karte versucht, unsere kosmische Umgebung aus der Sicht eines virtuellen Beobachters darzustellen, der in einer Entfernung von Milliarden Lichtjahren senkrecht zur Ebene unserer Milchstraße ein lichtstarkes Teleskop auf uns richtet. Unsere eigene Galaxie ist zu einem kleinen Punkt geschrumpft, umgeben von Ansammlungen tausender von Galaxien in unterschiedlichsten Mustern.*
*Die Erstellung der Karte erfolgte derart, daß ein 36° hoher Keil über den vollen Raumwinkel von 360° nach Objekten abgesucht wurde. Wir sehen von unserem Standort im Zentrum aus in einen Raum, der sich über 500 Millionen Lichtjahre von der Erde aus erstreckt. (Zum Vergleich: die nächste Galaxie, die Magellansche Wolke, ist 100.000 Lichtjahre entfernt, während die entferntesten Quasare in einer Entfernung von 5 bis 10 Milliarden Lichtjahren gesehen werden).*
*Die auffallendste Struktur sind die sog. „Finger Gottes": Galaxien scheinen derart angeordnet zu sein, daß sie in speichenartiger Formation auf uns weisen. Diese Struktur ist insofern nicht ganz echt, als nicht die Entfernungen, sondern die Rotverschiebung in den Spektren aufgetragen ist. Dies verursacht eine gewisse Unsicherheit durch die Eigenbewegungen der Objekte in Galaxienhaufen.*
*In der oberen Hälfte der Karte kann man zwischen den Koordinaten 9 und 16 Uhr am nördlichen Himmel die sog. „Große Wand" sehen. Das helle Feld über uns ist der sog. „Virgo-Haufen". Daneben gibt es auffallend große Leerräume, an deren Begrenzung sich Anlagerungen von Galaxien häufen. Warum sich gerade entlang der Leerräume Galaxien häufen, ist eines von vielen Geheimnissen der Kosmologie. Von diesem Bild ist das Modell des „Seifenblasen-Universums" abgeleitet. (Aus Astronomy , April 1993)*

**Altersabschätzung aus Großraumstrukturen.** Im Weltraum gibt es Gebiete, die vor Galaxienreichtum strotzen. Andere Himmelsgebiete erscheinen nahezu galaxienfrei. Aber erst die aufwendige, aber immer noch sehr grobe Entfernungsbestimmung brachte das räumliche Verteilungsmuster der Galaxien ans Tageslicht. Brücken aus Plasma und verstreute Galaxienhäufungen wurden entdeckt, die wiederum durch fließende Übergänge mit ähnlichen Gebilden verbunden sind, bis schließlich Formen von tausendfacher Galaxiengröße erkennbar wurden. Der Perseus-Pisces-Superhaufen z. B. besteht aus einer dünnen Kette aus rund 20 lose miteinander verbundenen Galaxienhaufen, die sich über eine Entfernung von nahezu einer Milliarde Lichtjahre erstreckt.

Im Jahre 1989 hat man die dreidimensionale Verteilung von insgesamt 15.000 Galaxien dargestellt. Dabei fand sich eine gewaltige Wand aus Galaxien: etwa 500 Millionen Lichtjahre lang, rund 200 Millionen Lichtjahre breit und lediglich 15 Millionen Lichtjahre dick. Sie erhielt den plakativen Namen „Große Mauer". Diese Formationen sind zu groß, um in der „kurzen" Zeit seit dem postulierten

Urknall entstanden zu sein. Dafür müßte das Universum um Größenordnungen älter sein. Abb. 10 gibt einen Eindruck von der Ansicht eines außergalaktischen Beobachters, der aus einer Entfernung von Milliarden Lichtjahren in Richtung unseres Systems schaut.

Andere Strukturphänomene, wie die Existenz von Spiralgalaxien und riesige, heiße Wolken lassen sich bei den relativ langen Zeiträumen nur dann mit der uns bekannten Physik verstehen, wenn man ein Mehrfaches an sog. „Dunkler Materie" einführt, die durch ihre zusätzliche Gravitationskraft dafür sorgt, daß solche Gebilde sich nicht in den angenommenen langen Zeiträumen auflösen.

**Zusammenfassung.** Die Konsequenzen aus dem Dargestellten zeigen Inkonsistenzen im Weltbild der Kosmologen:

(i) Sie könnten die Theorie der Sternentwicklung opfern, einen Pfeiler der Astronomie und Triumph der Kernphysik, um schon bald nach dem Urknallereignis die Existenz schwerer Elemente denkbar erscheinen zu lassen.
   ✸ Eine Möglichkeit, die Sternentwicklung um Milliarden Jahre zu beschleunigen, sehen die Theoretiker nicht.

(ii) Sie müßten gigantische Kräfte unbekannter Herkunft annehmen, die an den Objekten zerren und die Messungen verfälschen. Das gilt auch für Großraumstrukturen.
   ✸ Diesen Weg, nämlich den Ruf nach einer neuen Physik, scheut jeder.

(iii) Sie können das Fundament ihres Denkgebäudes, den Urknall, mit all seinen Folgen preisgeben
   ✸ Es gibt heute kein wissenschaftliches Modell, das globale Beobachtungen kosmischer Strukturen befriedigend einordnen läßt.

Damit ist die Suche nach dem Kosmosalter weit davon entfernt, beendet zu sein. Bei den aus Entfernungen abgeleiteten Altern mögen Staubwolken Objekte schwächer erscheinen lassen als sie sind und dadurch eine zu große Entfernung vortäuschen. Eigenbewegungen der Galaxien unabhängig von der Expansionsgeschwindigkeit können Alter verfälschen. Deshalb wird sowohl die Suche nach verläßlicheren Entfernungsindikatoren als auch die nach verbesserten Sternentwicklungsmodellen weitergehen müssen. Die bisherigen Ergebnisse sind jedoch das beste, was Astrophysik mit den heutigen Mitteln – finanziell und technisch – leisten kann.

G. TAMMANN kommentiert: „Der Astronom muß viele Korrekturen bei seinen Auswertungen anbringen. Wenn er aber da angelangt ist, wo er hin will, sieht er möglicherweise keine Notwendigkeit mehr, nach weiteren Korrekturmöglichkeiten zu suchen. Es ist schwierig zu entscheiden, was in diesem Prozeß vom Wunschziel bestimmt und was ehrliches Suchen ist. Wissenschaftliches Arbeiten ist zuweilen nicht ganz so objektiv, wie man hofft" (zit. nach KNAPP 1995). Es ist ein steiniger Weg von Zahlen zur Welterkenntnis. In einem Spiegel-Interview sagte TAMMANN in Anbetracht der Komplexität der Bewertung von Messungen: „Die Hubble-Konstante ist ein Maß für die Naivität, mit der sie gemessen wird." Andere nennen sie „Die Kunst des Ratens" .[2]

Vera RUBIN stellt in „Galaxien – Reise durch das Universum" fest, daß die Wissenschaft am besten vorankommt, wenn uns die Beobachtungen zu einer Änderung unserer Vorstellungen zwingen. „The search for a cosmological age is far from over" (JAYAWARDHANA 1993).

**Die Suche nach dem Kosmosalter ist weit davon entfernt, beendet zu sein.**

Kosmologen haben mit erheblichem Aufwand eine ganze Palette ausgefeilter Methoden entwickelt, um einer Antwort nach dem Alter der Welt näherzukommen. Allerdings bewegen sie sich an einer Grenze, wo manches zu verschwimmen beginnt. Noch zu keiner Zeit waren die Astronomen mit so weitreichenden Hilfsmitteln der Raumfahrt zur Lösung ihrer Probleme ausgestattet. Deshalb sollte man bald in der Lage sein, eine schlüssige Antwort zu geben, falls es sie denn gibt. Die Frage scheint allerdings berechtigt, ob ein so komplexes Thema ein eindeutiges, objektives Ergebnis erwarten läßt. Selbst – oder gerade – die Experten haben ihre Zweifel. Deshalb bleiben Arbeiten an dieser Front weiterhin spannend.

## Anmerkungen

1 nach: Focus 39/1995
2 aus: Der Spiegel 44/1994.

## Literatur


ADORF H-M (1995) Kosmische Entfernungen. Eine neue Bestimmung der Hubble-Konstanten. Sterne und Weltraum *2/95*, S. 96-100.

ARP HC (1987) Quasars, Redshifts, and Controversies. Berkeley, CA.

ASKER JR (1994) Hubble unveils new cosmic puzzles. Aviation Week & Space Technology 19/12, S. 63.

BÜHRKE T (1996) Sterne älter als das All? Bild der Wissenschaft *2/96*, S. 24-27.

CROSWELL K (1995) A Milestone in Fornax. Astronomy *10/95*, S. 42-47.

JAYAWARDHANA R (1993) The Age Paradox. Astronomy *6/93*, S. 39-41.

KNAPP W (1995) Der Streit um das Alter der Welt. Bild der Wissenschaft *4/95*, S. 54-61.

PAILER N (1996) Geheimnisvolles Weltall. Neuhausen.

WEINBERG S (1979) Die ersten drei Minuten. München.

# Noch mehr „Großeltern"? Neue Funde und die Radiation der Australomorphen

*Sigrid Hartwig-Scherer, Frühlingstr. 67a, D-85354 Freising*

**Inzwischen wurden 7 – 10 *Australopithecus*-Arten beschrieben. Der einstmalige Stammbaum zum Menschen beginnt, sich in einen Stammbusch zu verwandeln. Eine Deutung im Grundtypmodell zeichnet sich ab.**

## Überblick

1995 war ein Fundjahr früher Hominiden: kurz nach der Einführung einer neuen Hominidengattung *Ardipithecus* (vgl. HARTWIG-SCHERER 1995) wurden zwei weitere wichtige Formen beschrieben. Durch die angebliche Wurzelform *Ardipithecus ramidus*, datiert um 4,4 Millionen radiometrische Jahre, war die Zeittiefe der Australomorphen bis ins frühe Pliozän vorgeschoben worden. Nun wurde durch zwei neue Fundkomplexe auch noch ihr Verbreitungsgebiet nach Westen erweitert und die Zeitspanne zur nachfolgenden Art *Australopithecus afarensis* überbrückt. *Australopithecus*, bislang nur aus Ost- und Südafrika bekannt, wurde kürzlich ca. 2500 km westlich des ostafrikanischen Grabenbruchs im Tschad entdeckt. Der auf 3-3,5 Millionen radiometrische Jahre geschätzte Unterkiefer legt nahe, daß die Australomorphen vom Atlantik über die Sahelzone bis zum Kap der Guten Hoffnung verbreitet gewesen sein müssen. Auch wenn die Fundbeschreiber sich vorsichtig ausdrücken, deutet sich möglicherweise auch hier eine neue Art an.

Außerdem sind Schädel- und Langknochenfragmente aus Kenya beschrieben worden, die Meave LEAKEY und ihr Team ausdrücklich als neue Hominidenart – *Australopithecus anamensis* – ankündigten. Diese Form lebte am früheren Ufer des Turkana-Sees, umgeben von offener Wald- und Buschlandschaft. Sie besaß einerseits einen recht „ursprünglichen" Schädel, ähnlich dem früher *A. afarensis*-Fossilien, andererseits aber eher „fortschrittliche" Langknochen, die eine mit „Lucy" vergleichbare Fortbewegungsweise nahelegen. Dabei handelte es sich um eine spezielle Form des aufrechten Gangs in Kombination mit Klettern (Stemmgreifklettern). Mit ihren 3,9-4,2 Millionen radiometrischen Jahren ist *A. anamensis* die bisher älteste Hominidenart, die diese besondere Fortbewegungsweise aufweist. *A. ramidus*, die WHITE für die Wurzelform aller Australomorphen und damit auch des Menschen hält, besaß diese Art des aufrechten Gangs möglicherweise nicht. Meave LEAKEY zweifelt deshalb, ob es sich bei *A. ramidus* wirklich um den Wurzelstock der Australopithecinen handeln könnte, und ob die viel späteren *afarensis*-Formen nicht eher (eine) ausgestorbene Art(en) ohne entsprechende Verbindung mit *Homo* waren. „Ihre" Form dagegen weise ja diese spezielle Fortbewegungsweise mindestens eine halbe Million radiometrische Jahre früher auf.

Wenn sich diese Ansicht durchsetzen würde, wäre sowohl *A. ramidus* als auch *A. afarensis* aus der direkten Ahnenreihe des Menschen verdrängt und zugunsten von *A. anamensis* aufs „Aussterbe-Gleis" geschoben worden. Welche der diskutierten Arten – *A. ramidus*, *A. anamensis*, *A. afarensis* oder irgendeine andere Art aus der Reihe der Australomorphen – als direkter Vorfahr des Menschen angesehen wird, bleibt Streitpunkt anthropologischer Evolutionshypothesen, da ein solcher Vor-

## Glossar

**Australomorphe:** ein von der Autorin eingeführter Sammelbegriff mit vorläufiger taxonomischer Bedeutung, im Stellenwert etwa dem Begriff „Ramamorphe" vergleichbar. Entspricht möglicherweise einem Grundtyp und umfaßt alle Formen, die dem Erscheinungsbild der Australopithecinen entsprechen, d.h. alle grazileren Australopithecusarten (*A. anamensis, afarensis, africanus*) und die manchmal auch als *Paranthropus* bezeichneten robusten Arten wie *A(P.) aethiopicus, A(P.) boisei* und *A(P.) robustus*. Zu den Australomorphen gehört möglicherweise auch die neue Hominidengattung *Ardipithecus ramidus*, die von der Evolutionsbiologie auch schon als Verbindungsglied zwischen Schimpansen und *Homo* diskutiert wurde. Der Zeitraum vom ersten Auftreten dieser Gruppe bis zum Aussterben umfaßt ca. 3 Millionen radiometrische Jahre.

***A. afarensis:*** 2,9-3,8 Millionen radiometrische Jahre alte, stark sexualdimorphe Art, möglicherweise aus zwei oder drei Arten bestehend. 1-1,50 m große Form. Bekanntestes Fossil ist das teilweise erhaltene Skelett „Lucy". Alle Australopithecinen besitzen ein relativ kleines Gehirn, große Backenzähne, sie sind pflanzenfressend und zeigten sowohl die Fähigkeit zum Klettern und als auch für eine spezielle Form des aufrechten Gangs. Die wesentlichen Fossilien wurden in Hadar, Äthiopien, in der sogenannten Hadarformation gefunden, die zwischen 3,6 und 2,9 Millionen radiometrische Jahre alt ist.

**Habiline Formen:** Fundkomplex bestehend aus *Homo habilis, Homo rudolphensis* und ähnlichen Formen

**Biochronologie:** Datierung nach dem Vorkommen von Tieren und Pflanzen in Sedimenten; Vergleich mit anderen, direkt datierbaren Fundkomplexen entsprechender Zusammensetzung und vergleichbarer Großstratigraphie.

**Hominiden:** landläufig die (fossilen und lebenden) Formen, die zur menschlichen Abstammungslinie gehören (Definition variiert je nach Autor). Dazu zählen nach evolutionsbiologischer Auffassung auch *Australopithecus* und *Ardipithecus*, die die Autorin jedoch nicht als Vorfahren des Menschen, sondern als eigenen Grundtyp betrachtet.

**Holotypus:** Typusexemplar, das der Erstbeschreibung einer neuen Art zugrunde liegt (hier Fossilien)

**Paratypus:** das (die) dem Typ der (neuen) Art zuzuordnende(n) (fossilen) Exemplar(e)



Stud. Int. J. 3 (1996), 60 – 65

schlag im besten Fall ohnehin nur plausibel, nie aber beweisbar sein kann. Die Frage, ob überhaupt eine dieser Formen als Vorfahr des Menschen in Frage kommt, wird im Wissenschaftsraum selten gestellt, da keine andere Fossilgruppe zu Verfügung steht.

Mit steigender Artenzahl und ihrer expandierenden stratigraphischen und geographischen Verteilung verliert sich die ursprünglich angenommene relative Linearität der menschlichen Evolution, d.h. der Stammbaum verwandelt sich in einen Stammbusch. Aus der Sicht der Schöpfungsforschung könnten die Australomorphen als ein nur fossil bekannter Grundtyp gedeutet werden. Innerhalb dieses Grundtyps erfolgte eine extensive Radiation analog der der miozänen Menschenaffen. Dabei bildeten sich innerhalb dieser Bauplanvorgabe je nach Zählung bis zu 10 Arten, die sich im Laufe des Plio- und Pleistozäns an sich stark veränderte Lebensräume anpassen mußten und so recht spezielle Adaptationen entwickelten. Die Artenzahl wird voraussichtlich mit der Zeit weiter ansteigen.

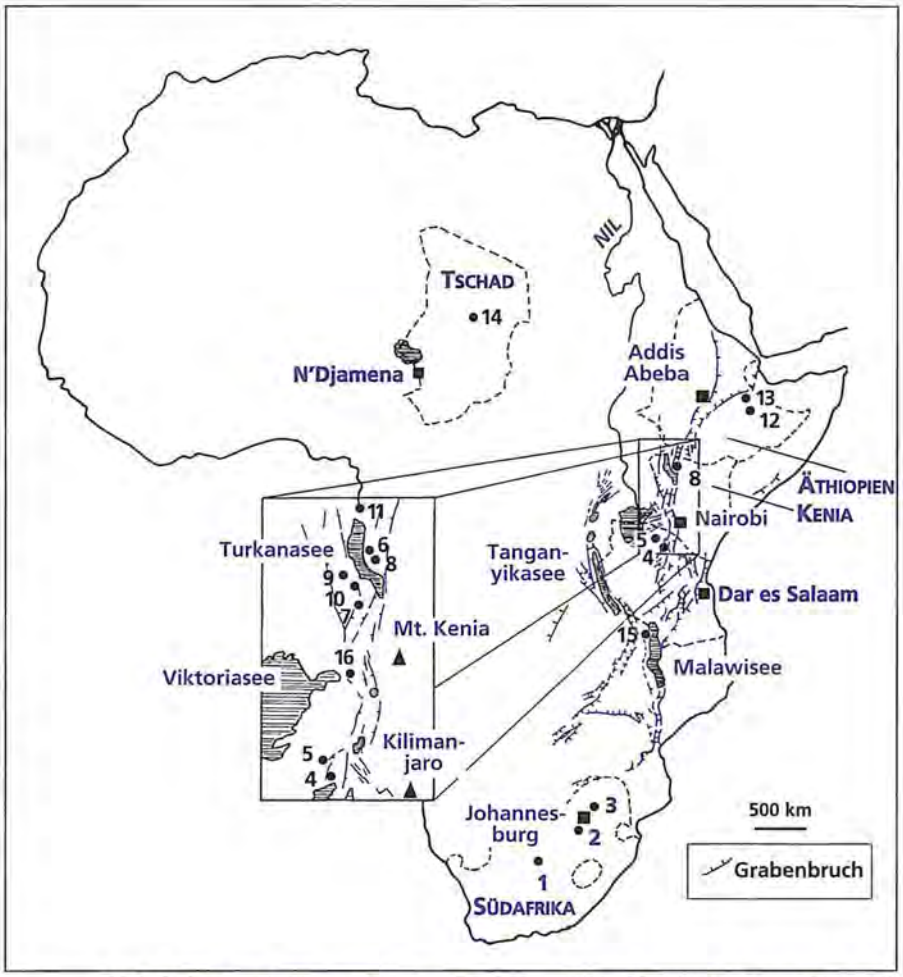



*Abb 1: Karte mit den wichtigsten Fundorten früher Hominiden (verändert nach* BRUNET *et al. 1995 und Nat. Geogr. 188 (3) 1995, S. 41). 1 Taung, 2 Kromdraai, Sterkfontein, Swartkrans, 3 Makapansgat, 4 Laetoli, 5 Olduvai, 6 Koobi Fora, 7 Kanapoi, 8 Allia Bay, 9 Turkwel, 10 Lothagam, 11 Omo; 12 Middle Awash; 13 Hadar; 14 Bahr el Ghazal, 15 Uraha Hill, Malawi, 16 Fort Ternan. Linien mit Querstrichen: System des Ostafrikanischen Grabenbruchs.*

## Erweiterung des Verbreitungsgebietes – Neue Funde in Tschad

In den 60er Jahren gab es vereinzelt Vermutungen, daß *Australopithecus* auch außerhalb Afrikas gelebt habe, die sich jedoch nicht bestätigten. Diese Hominidenform galt seit dieser Zeit als typischerweise auf Ost- und Südafrika beschränkte Gattung. Beide Regionen waren durch den sogenannten „Hominidenkorridor" verbunden, einer hypothetischen Wanderroute früher Hominiden, ungefähr entlang des Ostafrikanischen Grabenbruchs. Diese Route führte entlang des ständig aktiven Grabenbruchs mit beträchtlichem Vulkanismus (radiometrische Datierung!) u.a. auch durch Malawi, wo kürzlich Hinweise auf *H. rudolfensis* (SCHRENK et al. 1993) entdeckt wurden (für Orts- und Artangaben siehe auch Abb. 1 und 2).

Nun wurde kürzlich ein *Australopithecus*-Unterkieferfragment ca. 2500 km westlich des ostafrikanischen Grabenbruchs im Tschad gefunden (BRUNET et al. 1995) (Abb. 1). Schon 1959 waren erste Ausgrabungen von plio- und pleistozänen Säugerfossilien im nördlichen Tschad durchgeführt worden. Das Vorkommen von *Homo erectus* wurde in pleistozänen Schichten durch einen Schädelfragmentfund als wahrscheinlich betrachtet. Inzwischen wurden nahe Koro Toro bei Bahr el Ghazal – „Gazellenfluß" – 17 neue Fundstellen eröffnet, wo miozäne und pliozäne Schichten gut exponiert sind.

Das Biotop entspricht dem der etwa gleichalten Hadarformation, in der *A. afarensis* gefunden worden war. Man vermutet eine Uferlandschaft mit sowohl ständig wasserführenden als auch zeitweise trockenliegenden Flußläufen und einem Vegetationsmosaik aus Galeriewäldern, baumführenden Savannen und einem gewissen Anteil an offenen Grasflächen. Das Alter wird biochronologisch auf 3-3,5 Millionen Jahre geschätzt. Aufgrund dieses neuen Fundortes kann man annehmen, daß die Australomorphen über den ganzen Wald- und Savannen-Gürtel verbreitet waren, der sich vom Atlantik über die Sahelzone bis zum Kap der Guten Hoffnung erstreckte.

Auch wenn das Unterkieferfragment (siehe Kasten) am ehesten noch *A. afarensis* gleicht, besitzt es Merkmale, die keine der bekannten Formen aufweisen, z.B. die Knochenplatte (Planum alveolare ist subvertikal) an der Innenseite der Symphyse mit einem relativ kleinen oberen und unteren Querwulst (Torus transversus inferioris und superioris) sowie der für Australopithecinen ungewöhnliche Prämolarenaufbau mit drei getrennten Wurzeln. Ebenfalls für *Australopithecus* uncharakteristisch ist der dünne Zahnschmelz, soweit sich die vorläufigen Analysen bestätigen. Bevor jedoch keine weiteren Untersuchungen durchgeführt worden sind, wollten

## Artbeschreibungen

***Australopithecus* spec.** (BRUNET et al. 1995)

**Fund:** Unterkieferfragment KT 12/H1 (Koro Toro, Hominid 1) perisymphyseal erhalten, d.h. ohne aufsteigende Äste, mit sieben Zähnen. Rechte Seite: der seitliche Schneidezahn I2 bis zum zweiten Prämolaren P4. Linke Seite: vom Eckzahn C bis einschließlich zweiter Prämolar P4.

**Merkmale**

**ähnlich *A. afarensis*:** Große schneidezahnförmige C. P3 zweihöckrig. P4 mit bescheidenem Talonid. Cingula an C und P.

**unähnlich *A. afarensis* und andere Australopithecinen:** Zahnschmelz der Prämolaren dünn (wie bei *Ardipithecus* und Afrikanischen Menschenaffen). Prämolarenaufbau mit drei getrennten Wurzeln. Form des Planum alveolare (Knochenplatte an der Innenseite der Symphyse): subvertikal mit einem relativ kleinen oberen und unteren Querwulst (Torus transversus inferioris und superioris)

***Australopithecus anamensis***
(LEAKEY et al. 1995)

**Taxonomie**

Ordnung Primaten Linnaeus 1758; Unterordnung Anthropoidea Mivart 1864; Superfamilie Hominoidea Gray 1825, *Australopithecus* Dart 1925; *Australopithecus anamensis* sp. nov.

**Typen**

**Holotypus:** Unterkiefer KNM-KP 29281 (Kenya National Museum; Fundort Kanapoi) mit allen Zähnen, jedoch ohne aufsteigende Unterkieferäste. (Eventuell vom gleichen Individuum stammt ein Fragment der linken Schläfenschuppe).

**Paratypen:** isolierte Zähne, ein relativ gut erhaltener Oberkiefer KNM-KP 29283 rechts: mittlerer Schneidezahn I1, Eckzahn C, Prämolaren P3,4, Molaren M1, M2, links: C-M3, assoziiert mit einem unteren linken I2. Partielle Tibia (KNM-KP 29285): distales und proximales Ende mit Gelenksflächen, mittlerer Schaftteil fehlt. Verschiedene früher gefundene Fragmente, u.a. ein linkes distales Oberarmknochenfragment (KNM-KP 271, 1965 in Kanapoi gefunden) und ein 1988 in Allia Bay gefundener Unterarmknochen KNM-ER 2041

**Fundorte:** Kanapoi, ca 50 km südwestlich des Turkanasees; Allia Bay ca 10 km östlich des Turkanasees (Abb. 1).

**Merkmale**

***Australopithecus*-ähnlich:** Zahnwurzeln ähnlich anderer früher Hominiden. Zahnschmelz dick wie bei *A. afarensis* und anderen Australopithecinen. Oberkiefer KNM-KP 29283 ähnlich der Garusi – Maxilla (früher *A. afarensis*) aus Laetoli.

**Unterschiede zu *Ardipithecus ramidus*:** Zahnschmelz relativ und absolut dicker als bei *A. ramidus*, Molaren buccolingual expandiert; unterer M1 und M2 ungefähr gleich groß, laterale Trochlearkante am Humerus schwach.

**Unterschiede zu *A. afarensis*:** Eckzähne und angrenzende Maxillaanteile eher vertikal orientiert. Tympanicum horizontal.

**Unterschiede zu anderen Australopithecinen:** affenähnlich kleiner ellipsoider Ohreingang am Schläfenbeinfragment. U-förmiger Zahnbogen. Stark nach hinten fliehende Symphyse („Kinnpartie"), deren distales Ende bis zur Höhe des ersten Molaren reicht. Dadurch langgezogenes Planum postincisivum (Knochenplatte hinter den Frontzähnen). Eckzähne mit sehr langer und robuster Wurzel. Distaler Humerus mit dickem Cortex („dickwandig").

**Menschenähnliche Merkmale**

quasirechteckige Form des Kniegelenks (partielle Tibia KNM-KP 29285) mit konkaven und ungefähr gleichgroßen Gelenksflächen, einer kleinen Artikulationsstelle für die Fibula und einem sehr geraden Schaft; größer als die größte aller Hadar-Schienbeine (AL-333-42) (Insertionsstelle des M. gracilis an der Vorderkante des Schaftes, weist jedoch auf einen recht kräftigen Muskel hin ähnlich Afrikanischen Menschenaffen und *A. afarensis*)
Ein in Turkewel gefundener Handwurzelknochen (Os hamatum; Hakenbein) legt den für das Klettern notwendigen Kraftgriff nahe.

die Autoren vorerst davon absehen, einen neuen Artnamen einzuführen, auch wenn sie eine neue Art dahinter vermuten. BRUNET und Mitarbeiter deuten dies nur indirekt an: „... it is not surprising that contemporaneous hominid populations as geographically distant as Chad and Tanzania would differ in morphology, regardless of whether they are classified as species or subspecies." Die Vorstellung, eine neue Art vorliegen zu haben, wird von anderer Seite unterstützt. WOOD schreibt über den neuen Fund: „It is closest in morphology to *Australopithecus afarensis*, but may turn out to be a new species; given its locality, this would not be surprising" (WOOD 1995).

## Neue Australopithecus-Art in Kenia

Eine definitiv neue, kenyanische Hominiden-Art – *Australopithecus anamensis* – war einige Monate zuvor schon von Meave LEAKEY, der Frau von Richard LEAKEY, zusammen mit ihrem Team beschrieben worden. In Kanapoi und Allia Bay, Kenia (Abb.1), hatten sie eine Reihe verschiedener Schädel- und Langknochenfragmente geborgen (LEAKEY et al. 1995). Der Artname wird von dem Wort „anam" abgeleitet und bedeutet in der Turkana-Sprache „See", ein Hinweis auf den Lebensraum, in dem diese Form gelebt hat. Aus zwei Langknochenfragmenten (Oberarm- und zwei Tibiafragmente) wurde für die neue Form ein Gewicht von 58 kg bzw. 47-55 kg abgeschätzt, was über dem Gewicht anderer früher Hominiden liegt.

Die Hominidenreste wurden zusammen mit aquatischen Formen, die aus dem See stammen, und mit einigen Großtieren gefunden, die typisch für offene Savanne sind. Sowohl Faunen- als auch Florenanalyse legen eine trockene, möglicherweise offene Wald- und Buschlandschaft nahe. Das Biotop unterscheidet sich somit stark vom Lebensraum des *Ardipithecus ramidus*, der in einer geschlossenen Walddecke vor schätzungsweise 4,4 Millionen radiometrischen Jahren gelebt hat (WHITE et al. 1994; WHITE et al. 1995; vgl. HARTWIG-SCHERER 1995). Es gibt in Kanapoi nur zwei Hinweise auf Schlankaffen, die als typische Waldbewohner gelten, dagegen jedoch einige Pavianartige (*Parapapio* cf. *ado*), die generell offene Landschaft bevorzugen. Aus den etwas jüngeren Schichten von Laetoli, wo die frühen *A. afarensis*-Fossilien herstammen, mit denen sich die Neufunde am ehesten vergleichen lassen, kann man auf trockenes Grasland mit vereinzelten Bäumen rückschließen. Dazwischen stand Hadar mit seinem mosaikartigen Muster aus offenen und geschlossenen Waldflächen im Wechsel mit Busch- und Graslandschaften (JOHANSON et al. 1982b).

Der Fossilkomplex umfaßt eine Reihe von Schädel- und Langknochenfragmenten (siehe Kasten). Die postkraniellen Fragmente stammen aus etwas jüngeren Schichten (3,5-4,1 Millionen Jahre) als die Schädelteile (3,9-4,2 Millionen Jahre). Ein recht vollständiger Unterkiefer ähnelt den

frühen *A. afarensis*-Formen (Laetoli), während die Tibia eine menschenähnliche Kniegelenksform aufweist. Drei Jahrzehnte zuvor – 1965 – war an dieser Stelle schon ein Oberarmfragment gefunden und wegen seiner Menschenähnlichkeit der Gattung *Homo* zugeordnet worden (Literatur in BRANDT 1995). Auch die neu entdeckte Tibia zeigt viele menschenähnliche Merkmale. Einige hat sie jedoch mit anderen *afarensis*-Stücken und mit den Afrikanischen Menschenaffen gemeinsam. Ein 1988 gefundener Unterarmknochen wurde von HEINRICH et al. (1993) mit Merkmalen beschrieben, die auf vierhändig kletternde Fortbewegungsweise hinweisen. Der menschenähnliche Oberarmknochen besitzt gleichzeitig zu einigen ausgeprägten menschlichen Eigenschaften eine beachtliche Knochendicke, ein Hinweis auf das Wirken starker (Zug)kräfte.

## Ungewöhnliche Fortbewegung bestätigt sich

Der bis vor kurzem älteste Hinweis auf eine bestimmte Form des zweibeinig aufrechten Gehens waren die Fußspuren von Laetoli (3,6-3,7 Millionen Jahre), von der man als Verursacher eine *A. afarensis*-Form annimmt. Inzwischen ist die Tibia der neubeschriebenen Art *A. anamensis*, die um 3,9 Millionen Jahre alt geschätzt wird, die älteste Evidenz für die Art von aufrechtem Gang, die „Lucy" praktizierte (siehe auch kritische Anmerkungen zu „Lucys" Körperhaltung in BRANDT 1995, 1996b). Der fragmentarische Erhaltungszustand der *Ardipithecus*-Fossilien hatte nicht eindeutig zeigen können, ob es sich bei dieser Gattung auch um zweibeinig aufrechte Formen gehandelt hatte. Entsprechende Knochen sind noch in Bearbeitung.

Früher galt die zunehmende Versteppung, wie sie in Laetoli und Hadar beobachtet wird, als der Selektionsdruck, der zur Evolution des aufrechten Gangs geführt haben sollte: Wenn eine Strecke zwischen Baumgruppen, die sich im Laufe der Zeit aufgrund zunehmender Trockenheit immer mehr vergrößerte, überwunden werden muß, sei aufrechtes Gehen möglicherweise von Vorteil. Es wurden verschiedenste Hypothesen zur Evolution des zweibeinigen Gehens diskutiert: bessere Übersicht in Bezug auf Räuber-, aber auch Beutetiere, Vorteil für die Wärmeregulation, verbesserte Transportmöglichkeiten u.v.m. Dieser Selektionsvorteil war lange die beste Begründung, wie sich das zweibeinige Gehen entwickelt habe. Von dieser auch heute noch favorisierten Vorstellung muß jedoch Abstand genommen werden, da Anzeichen zweibeinigen Gehens schon lange vor der Versteppung fossil bekannt sind. Unter der Annahme von Evolution muß diese umgreifende Umkonstruktion vom vier- zum zweibeinigen Gang während des Baumlebens erfolgt sein. Diese Veränderung müßte, um fixiert werden zu können, einen für uns – zumindest momentan – nicht nachvollziehbaren Selektionsvorteil mit sich gebracht haben.

Der Unterarm von *A. anamensis*, der vierbeiniges Klettern nahelegt, und der menschenähnliche Oberarm mit sehr ausgeprägter Knochenstärke (Hinweis auf starke Kraftwirkungen) wird bei LEAKEY et al. (1995) nicht weiter erwähnt. Diese Merkmale weisen aber darauf hin, daß die Australopithecinen neben der speziellen Form des aufrechten Gangs ein ausgeprägtes Klettervermögen besaßen. Ein möglicherweise auch zu *A. anamensis* gehöriger Handwurzelknochen (Os hamatum = Hakenbein), der nördlich von Kanapoi und Lothagam in Turkwel gefunden wurde und auf 3,5 Millionen Jahre datiert wird, läßt eine außergewöhnlich kräftig zupackende Hand vermuten, mit der sich ebenfalls gut klettern ließ.

Insgesamt zeichnet die Australomorphen eine interessante Kombination von Klettern und aufrechtem Gang aus. Daß Klettern bis ins Pleistozän hinein eine tatsächlich praktizierte Fortbewegungsweise war, muß zumindest vom Fossilbefund her angenommen werden: Die Habilinen lassen an der Morphologie ihrer Oberarmgelenke und ihrer Fingerknochen erkennen, daß Klettern zu ihrem Verhaltensrepertoire gehörte (SUSMAN et al. 1984), eine Annahme, die unlängst durch die Neubeschreibung eines älteren sogenannten *habilis*-Fußes bestätigt wurde, der eine ausgeprägte Kletterzehe besaß (CLARKE & TOBIAS 1995; siehe auch BRANDT 1996a). Zeitgleich mit diesen späten *Australopithecus*-artigen Habilinen haben zweibeinig (menschlich) aufrechtgehende Formen gelebt, die der Gattung *Homo* zuzurechnen sind.

## Stammbusch statt Stammbaum

Der *anamensis*-Fundkomplex überbrückt mit seinen 3,9-4,2 Millionen radiometrischen Jahren die Zeitspanne zwischen *Ardipithecus ramidus* (4,3-4,4 Millionen Jahre) und *Australopithecus afarensis* (3,0-3,9 Millionen Jahre). In welcher Beziehung diese Formen en gros zu schwierig einzuordnenden Formen stehen, wie z.B. zum *Australopithecus*-ähnlichen Unterkieferfragment von Lothagam (Abb. 1, 2), das auf 5-6 Millionen Jahre datiert wird, bleibt auch durch die neuen Funde ungeklärt.

Da *A. anamensis* in den Schädelmerkmalen den frühen *afarensis*-Fossilien aus Laetoli ähnelt, könnte das als eine engere verwandtschaftliche Beziehung dieser beiden Formen gewertet werden. Die maßgeblichen Wissenschaftler, die bei Bergung und Beschreibung der jeweiligen Fossilien beteiligt waren, tendieren zu jeweils unterschiedlichen Verwandtschaftsbeziehungen. Tim WHITE sieht in *A. anamensis* aufgrund des Alters, aber auch

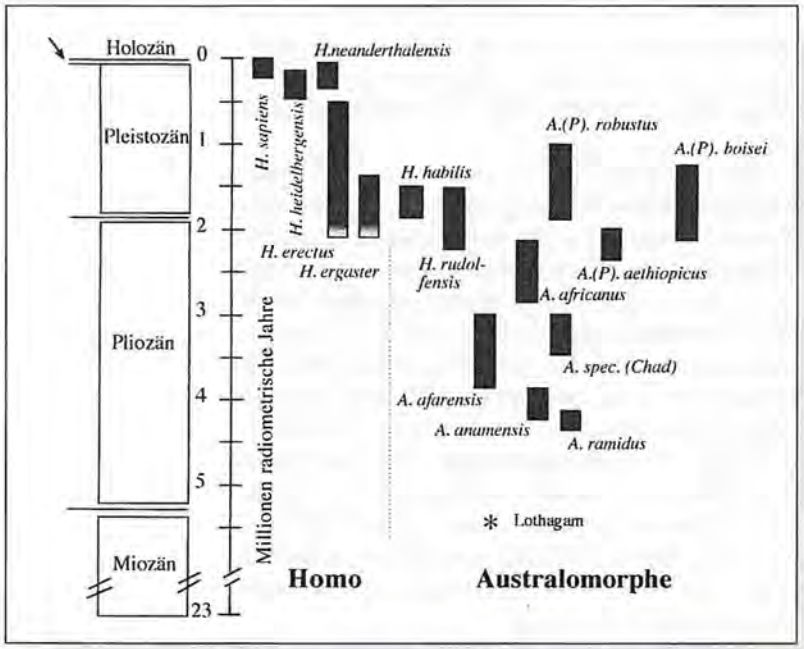



*Abb. 2: Stammbusch: Radiation der Australomorphen mit den Gattungen* Ardipithecus, Australopithecus *und* Paranthropus, *letztere häufig auch unter* Australopithecus *subsumiert A(P), in Abgrenzung zum Grundtyp* Homo; *je nach Klassifikation sind von den Australomorphen bis heute sieben bis 10 Arten bekannt. Zeitliche Einordnung gemäß der radiometrischen Datierung, inklusive geologischer Zeitskala in Millionen radiometrischer Jahre.*

wegen der mosaikartigen Kombination von ursprünglichen und abgeleiteten Merkmalen ein hervorragendes Bindeglied zwischen „seinem" *A. ramidus* und dem späteren *A. afarensis*, bei dessen Beschreibung er mit beteiligt war (JOHANSON et al. 1982a; JOHANSON & WHITE 1979). Meave LEAKEY schlägt dagegen vor, daß aus der Fülle der *Australopithecus*-Arten, die das Pliozän hervorgebracht hat, nur eine – vielleicht „ihre" – Art zum Menschen geführt haben könne: *Ardipithecus* sei möglicherweise als Schwestergruppe von *Australopithecus* und *Homo* eine Sackgasse auf dem Weg zum Menschen. *A. afarensis* mag eine Art unter vielen aus der Radiationsvielfalt der Australomorphen gewesen sein, ohne jedoch einen direkten Bezug zu *Homo* zu haben. Schließlich besäße die neue Art schon alle „wichtigen" Merkmale, nämlich den aufrechten Gang (siehe dazu auch ANDREWS 1995). Auch die von KIMBEL et al. (1994) beschriebene, ausgeprägte Unveränderlichkeit der Art *A. afarensis* über fast eine Million radiometrische Jahre hinweg wird von manchen als Hinweis auf eine zum Aussterben verdammte Form gewertet, die nicht den Weg zum Menschen „geschafft" hatte.

Auf jeden Fall festigt sich mit jedem neuen Fossil die Vermutung, daß die Australomorphen, zu denen die Hominidengattungen *Ardipithecus, Australopithecus* und *Paranthropus* gezählt werden können, ähnlich wie viele andere Säugetiergruppen zuvor, ab dem Pliozän, wahrscheinlich sogar schon ab dem Spätmiozän bis hinein ins Pleistozän eine extensive Radiation erlebt haben. Ihre Verbreitung hat sich über weite Teile Afrikas und möglicherweise darüber hinaus erstreckt. Diese Radiation brachte – je nach Klassifikation – mindestens sieben bis 10 Arten hervor (Abb. 2), die sich durch eine charakteristische, nicht-menschliche Form des zweibeinig aufrechten Gehens in Kombination mit Klettern und einer spezialisierten Gesichtsmorphologie auszeichneten. Welche dieser Arten als Vorläufer der Gattung *Homo* zu gelten hat, ist aus evolutionstheoretischer Sicht offen, während die Alternativdeutung eine solche Verbindung nicht annimmt.

Aus der Sicht einer alternativen Deutung kann mit gewisser Befriedigung von einer erstaunlichen Radiation der Australomorphen in neue oder neugebildete Habitate hinein gesprochen werden („taxon pulse"), die einen miteinander verwandten Artenkreis, d.h. einen Grundtyp (Definition in SCHERER 1993) bildeten, der jedoch nur fossil bekannt ist. Welcher Deutung man auch anhängt, sicher ist, daß sich der Stammbaum nun auch in der Hominidenevolution endgültig in einen Stammbusch verwandelt hat und daß das „Dickicht dieser Buschlandschaft" immer größer wird. Es wäre nicht unerwartet, wenn die nächsten Jahre weitere Überraschungen bereit hielten.

## Literatur


ANDREWS P (1995) Ecological apes and ancestors. Nature *376,* 555-556.

BRANDT M (1995) Der Ursprung des aufrechten Ganges. Zur Fortbewegung der plio-pleistozänen Hominiden. Neuhausen. Hänssler; Edition «pascal».

BRANDT M (1996a) Fußknochen eines frühen Hominiden – Hinweis auf aufrechten Gang? Stud. Int. J. *3,* 23-25.

BRANDT M (1996b) Wie war „Lucy's" Körperhaltung beim zweibeinigen Gehen? Stud. Int. J. *3,* 25-27.

BRUNET M, BEAUVILAIN A, COPPENS Y, HEINTZ E, MOUTAYE AHE & PILBEAM D (1995) The first australopithecine 2500 kilometres west of the Rift Valley. Nature *378,* 273-275.

CLARKE RJ & TOBIAS PV (1995) Sterkfontein Member 2 foot bones of the oldest South African hominid. Science *269,* 521-524.

HARTWIG-SCHERER S (1995) Lucys Großeltern – die ersten Urmenschen? Stud. Int. J. *2,* 58-64.

HEINRICH RE, ROSE MD, LEAKEY RE & WALKER AC (1993) Hominid radius from the Middle Pliocene of Lake Turkana, Kenya. Am. J. Phys. Anthropol. *92,* 139-148.

JOHANSON DC, LOVEJOY OC, KIMBEL WH, WHITE TD, WARD SC, BUSH ME, LATIMER BM & COPPENS Y (1982a) Morphology of the Pliocene partial hominid skeleton (A.L. 288-1) from the Hadar formation, Ethiopia. Am. J. Phys. Anthropol. *57,* 403-451.

JOHANSON DC, TAIEB M & COPPENS Y (1982b) Pliocene hominids from the Hadar formation, Ethiopia (1973-1977): Stratigraphic, chronologic, and paleoenvironmental context, with notes on hominid morphology and systematics. Am. J. Phys. Anthropol. *57,* 373-402.

JOHANSON DC & WHITE TD (1979) A systematic assessment of early African hominids. Science *203,* 321-330.

KIMBEL WH, JOHANSON DC & RAKY (1994) The first skull and

other new discoveries of *Australopithecus afarensis* at Hadar, Ethiopia. Nature *368*, 449-452.
LEAKEY M, FEIBEL CS, MCDOUGALL I & WALKER A (1995) New four-million-year old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. Nature *375*, 565-571.
SCHERER S (1993) Basic types of life. In: SCHERER S (ed) Typen des Lebens. Berlin: Pascal-Verlag, pp. 11-30.
SCHRENK F, BROMAGE TG, BETZLER CG, RINGE U & JUWAYEYL YM (1993) Oldest *Homo* and Pliocene biogeography of the Malawi Rift. Nature *365*, 833-836.
SUSMAN RL, STERN JT & JUNGERS WL (1984) Arboreality and bipedality in the Hadar hominids. Folia primatol. *43*, 113-156.
WHITE TD, SUWA G & ASFAW B (1994) *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. Nature *371*, 306-312.
WHITE TD, SUWA G & ASFAW B (1995) Corrigendum: *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. Nature *375*, 88.
WOOD BA (1995) *Australopithecus* goes west. Nature *378*, 239.

# Eusoziale Säugetiere – Nacktmulle im Untergrund

*Klaus Neuhaus, Rotkreuzstr. 39, D-85354 Freising*

*Zusammenfassung:* **Nacktmulle sind eusoziale (in Staaten lebende) Säugetiere. Es werden verschiedene Theorien zur Entstehung der Eusozialität bei Insekten und Mullen dargestellt und kritisiert. Es zeigt sich, daß die Herkunft der Eusozialität nach wie vor unbekannt ist, auch wenn unterschiedlich stark ausgeprägte soziale Beziehungen bei verschiedenen in Gemeinschaften lebenden Arten zu beobachten sind. Die allgemeine evolutionstheoretische Deutung, daß eusoziale Tiere aus einzeln lebenden Arten hervorgingen, weist im Rahmen aller bisher vorgeschlagenen Theorien erhebliche Mängel auf, so daß Anlaß besteht, eine umgekehrte Abfolge mikroevolutiver Entwicklungsstadien auf Grundtypebene (soziale Lebensweise → solitäre Lebensweise) zu postulieren.**

*Abb. 1: Die Königin (links) wahrt ihre Herrschaft durch Drohen, spornt ihre Arbeiter auch an. (Abdruck mit freundlicher Genehmigung aus Spektrum der Wissenschaft Okt. 1992)*

**Altruismus**
altrui [it] = ein anderer
Uneigennützig anmutendes Verhalten von Tieren, um z.B. bei der Jungenaufzucht oder Verteidigung zu helfen. Dieses Verhalten ist nur scheinbar uneigennützig, denn es dient der Weitergabe von (eigenem) Erbgut im Genom von Geschwistern, die ähnliches Erbgut enthalten.

**Eusozialität**
eu- [gr] = schön, gut
Sozialität [lat] = Gemeinschaft
- → mindestens 2 Generationen leben zusammen
- → 1 bis wenige fortpflanzende Individuen (Königin)
- → sterile Arbeiter helfen bei der Aufzucht der Jungen
- → Die meisten Nachkommen wandern nie ab (im Gegensatz z. B. zu Wölfen) und verbringen ihr Leben bei den Eltern

Beispiele: einige Hautflügler (Bienen, Wespen, Ameisen), Termiten, Garnelen und Mulle

## Nacktmulle

Nacktmulle (*Heterocephalus glaber*) sind Nagetiere aus der Familie der Bathyergidae (Sandgräber). Sie leben in großen Familien mit 40-80, teilweise sogar bis 300 Tieren in Kenia, Äthiopien und Somalia. Nacktmulle sind etwa 8-10cm lang und, wie der Name sagt, fast gänzlich unbehaart. Sie graben mit ihren riesigen Nagezähnen und der kräftigen Kopfmuskulatur Gänge durch steinharten Boden. 25% der gesamten Muskelmasse sind am Kiefer vereint. (Das entspräche beim Menschen einem Bein.) Im Labor durchtunneln sie sogar Hartplastik und Beton (Abb. 2). Mulle kommen so gut wie nie an die Oberfläche; sie finden ihre Nahrung unterirdisch, sie besteht vorwiegend aus Knollen von Speicherpflanzen. Das unterirdische Gangsystem einer Kolonie kann mehrere Kilometer lang sein. Die Nacktmulle legen mehrere Nester an, benutzen aber nur das in der Nähe einer ergiebigen Futterquelle befindliche.

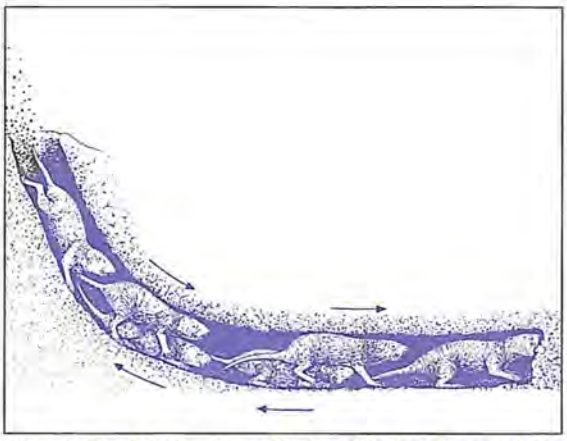


*Abb. 2: Die Arbeiter einer Nacktmullkolonie kooperieren beim Bau der Gänge nach Art einer Tunnelfräsmaschine mit Förderbandanlage: Das vorderste Tier der Einerkolonne beißt mit den vier riesig ausgebildeten Schneidezähnen Erdreich los, befördert den Abraum unter seinem Bauch hinweg zum nächsten Tier, das ihn – rückwärts laufend – dem letzten Tier der Kolonne, dem „Kicker", übergibt und dann über die anderen Tiere hinweg wieder nach vorne kriecht. Der Kicker befördert den Abraum mit den Hinterbeinen in einer Fontäne nach außen (JARVIS & SALE; PENISI & MENDEZ, nach WEHNER & GEHRING 1990).*

## Eusoziale Gemeinschaften

Eine Sensation war es, als 1981 die Mulle als eusoziale Tiere vorgestellt wurden (vgl. JARVIS 1981). Bisher kannte man nur von den Insekten eusoziale Staaten (vergl. Kasten „Eusozialität"). Aber auch bei den Mullen gibt es nur ein einziges reproduktives Weibchen, die Königin. Mit Abstand ist sie auch das größte Individuum. Sie patrouilliert, zumindest im Labor, ständig durch die Gänge und sorgt für Ordnung in ihrem Staat (Abb. 1). Ob die Königin dies auch im Freiland tut, ist nicht bekannt. Sie ist oft trächtig und sicher nicht immer in der Lage, Patrouillen durchzuführen. Der von der Königin ausgehende soziale Streß hemmt wahrscheinlich die Fortpflanzung der übrigen Koloniemitglieder. Die Arbeitszuteilung der übrigen richtet sich nach der Körpergröße. Die kleineren und jüngeren Tiere halten das Nest in gutem Zustand, graben neue Gänge und suchen Futter. Die älteren Tiere hingegen scheinen auf den ersten Blick eher inaktiv zu sein. Sie liegen oft dösend im Nest. Kommt jedoch eine Schlange, der gefährlichste Feind der Nacktmulle, so werden die „Alten" aktiv und bilden eine Bürgerwehr. Es dauert nur wenige Minuten und die bedrohten Röhren sind verschlossen. Bei den Graumullen ist jeweils ein älteres Männchen fortpflanzungsaktiv (König), bei den Nacktmullen sind es mehrere. Insgesamt herrscht unter Nacktmullen starke Inzucht und die einzelnen Tiere sind genetisch sehr einheitlich. Nur Labortiere, die auf Einheitlichkeit gezüchtet wurden, übertreffen die Mulle in dieser Hinsicht (FAULKES et al. 1990, REEVE et al. 1990).

## Eusozialität und Evolution

Nicht viele Tierarten leben in eusozialen Verbänden. Bekannte Beispiele dafür sind Bienen, Ameisen und Termiten. Neuerdings wurden auch eusoziale Garnelen entdeckt (DUFFY 1996). Drei Merkmale sind für diese Lebensweise charakteristisch: Zumindest zwei Generationen leben zusammen; nur wenige Individuen pflanzen sich fort; und Individuen ohne eigenen Nachwuchs helfen bei der Aufzucht der Jungen (vergl. Kasten „Altruismus" und „Eusozialität"; SHERMAN et al. 1992, SEIBT & WICKLER 1989, DUFFY 1996). Hinzu kommt, daß die Jungen normalerweise nicht abwandern, sonst könnte man z. B. Wölfe zu den eusozialen Tieren rechnen. Hier wandern aber die Jungtiere ab und bilden eigene Rudel.

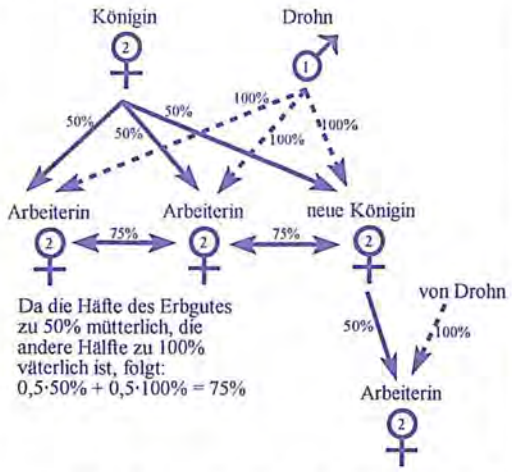
### Haplo-Diploidie

Honigbienen (und andere Hautflügler) besitzen einen etwas eigenartig anmutenden Erbgang.

Männliche Bienen (Drohnen) besitzen nur einen Satz Chromosomen (haploid), denn sie gehen aus unbefruchteten Eiern hervor, die ja nur einen Chromosomensatz der Mutter (Königin) enthalten.

Weibliche Bienen (Königinnen und Arbeiterinnen) haben aber den doppelten Satz Erbgut (diploid), denn sie entstehen aus befruchteten Eiern mit je einem Satz Chromosomen vom Vater bzw. von der Mutter.

Daraus ergibt sich folgendes Bild von Verwandtschaftsgraden:




Es erscheint also vorteilhafter, fortpflanzungsfähige Schwestern (75%) als eigene Töchter (50%) aufzuziehen. Dieses Beispiel ist aber ein Spezialfall und gilt nur für haplo-diploide Tiere und wenn die Königin von nur einem Männchen begattet wird, was bei den Honigbienen – wie sich herausstellte – nicht der Fall ist. Bei mehreren Männchen sind die Arbeiterinnen im Mittel weniger miteinander verwandt, da sie mit echten Schwestern zwar zu 75%, mit Stiefschwestern aber nur zu 25% verwandt sind.

Für die DARWINSCHE Theorie werfen die Eusozialität und das dadurch bedingte altruistische Verhalten eine Reihe sehr heikler Probleme auf. DARWIN selbst bezeichnete den Altruismus als „... die eine große Schwierigkeit, die mir zunächst unüberwindbar erschien und tatsächlich tödlich für meine ganze Theorie" (DARWIN 1859, zit. nach BURDA 1994). DARWIN löste das Problem, indem er annahm, daß die Selektion nicht nur an Individuen, sondern auch an ganzen Familien angreifen kann. Diese Idee wurde nach der Entdeckung der Gene zur Theorie der Verwandtenauslese ausgebaut und zur Soziobiologie erweitert.

Trotzdem bleibt die Frage: Wie konnte sich Eusozialität im Laufe der Evolution entwickeln? Welche Faktoren sind hinreichende, welche notwendige Ursachen?

**Verwandtschaftstheorie** (HAMILTON 1964)
Altruistisches Verhalten kommt Verwandten zugute, weil damit eigenes Erbgut indirekt weitergegeben wird. Eine extreme Form von Altruismus ist Eusozialität. Bei der Honigbiene hat HAMILTON dieses Modell quantifiziert. Siehe dazu Kasten „Haplo-Diploidie".

**Festungstheorie** (ALEXANDER 1974)
Entwickelte Elternfürsorge, sicheres Nest (für künftige Generationen) und Speicherung von Nahrungsvorräten bedingte die Entstehung der Eusozialität.

**Kooperationstheorie** (JARVIS & BENNETT 1990, modifiziert von LOVEGROVE 1991)
Durch Kooperation zwischen Verwandten unter schwierigen Umständen (in Trockengebieten) hat sich Eusozialität entwickelt.
Modell Nacktmulle: In Trockengebieten ist die Nahrung weit verteilt. Viele Familienmitglieder erhöhen den Aktionsradius und damit die Fundhäufigkeit der Nahrung.
In der modifizierten Version dieser Theorie werden die „schwierigen Umstände" genauer gefaßt:

a) Wie ist die Nahrung tatsächlich verteilt? (Relative Trockenheit, d.h. trotz gleicher Regenmengen kann der Lebensraum – je nach Klima – eine andere Nahrungsverteilung aufweisen. Weit verteilte große Knollen bedingen eher Eusozialität)
b) Wie ist die Verteilung der Körpergröße und der Stoffwechselrate? (Kleinheit und hohe Stoffwechselrate bedingen eher Eusozialität, da die Tiere ständig auf Nahrung angewiesen sind. Größere Tiere können sich Hungerperioden eher leisten.)

**Theorie der phylogenetischen Zwänge**
(BURDA 1993)
Modell Mulle: Monogamie (Einehe) und lange Tragzeiten bzw. langes Jugendstadium lassen als extreme Form Eusozialität entstehen.

## Verwandtschaftstheorie

Eine der bekanntesten Erklärungen (und ein „Muß" für alle Biologie-Studenten) ist sicherlich die Verwandtschaftstheorie von William HAMILTON (1964). Er quantifizierte Mitte der sechziger Jahre die genetischen Vor- und Nachteile des Altruismus bei Hautflüglern (Bienen, Wespen, Ameisen). Bei diesen Insekten entwickeln sich die Männchen aus unbefruchteten Eiern, die Weibchen aus befruchteten (vergl. Kasten „Haplo-Diploidie"). Dadurch verteilt sich das Erbgut asymmetrisch auf die jeweiligen Nachkommen. Die Arbeiterinnen sind mit ihren Schwestern (die eventuell Königinnen werden) zu jeweils 75% verwandt. Demzufolge lohnt es sich, sich mehr um die Aufzucht der Geschwister zu kümmern als sich selbst fortzupflanzen, da der Verwandtschaftsgrad mit den eigenen Nachkommen nur 50% beträgt. Diese Theorie hat jedoch ihre Schwachstellen. Die Erklärung faßt nur, wenn man voraussetzt, daß die Königin von nur *einem* Männchen befruchtet wird, was aber bei z.B. der Honigbiene nicht der Fall ist. Manchmal sind in einem Bienenstock sogar verschieden gefärbte Arbeiterinnen zu finden, je nachdem, von welchem Vater sie stammen. Außerdem sind nicht alle haplodiploiden Tiere eusozial, denn es gibt viele einzeln lebende Bienen (sog. Solitärbienen). Und nicht alle eusozial lebenden Tiere sind haplo-diploid, wie die Termiten beweisen. HAMILTONS Idee ist also eine „Im-Nachhinein-Erklärung", die zwar einen vorhandenen Sachverhalt erklärt, aber keine Voraussagen ermöglicht bzw. durch Gegenbeispiele widerlegt wurde. Damit ist sie für die Erklärung einer möglichen Entstehung von Eusozialität wertlos.

## Festungstheorie

Der Insektenkundler und Evolutionsbiologe Richard ALEXANDER (1974) war aus den oben genannten Gründen mit der Erklärung für Eusozialität unzufrieden. Seiner Ansicht nach sind es zwei Aspekte der Verhaltensökologie, die eine Erklärung für Eusozialität bieten. Eusoziale Insekten haben eine entwickelte Elternfürsorge. Sie bauen ein sicheres, nach außen abgeschlossenes Nest, in dem Futtervorräte gespeichert werden können. Warum sind dann Vögel oder Säuger nicht eusozial, wenn sie doch auch für den Nachwuchs sorgen und Nester bauen? Vielleicht sind ihre Nester und Nahrungsressourcen zu offen und zu weit voneinander getrennt. ALEXANDER wagte deshalb eine Voraussage: „Der fiktive [eusoziale] Säuger sollte, wie die Termiten, zwar relativ klein und verletzlich sein, allerdings in einem supersicheren, expandierbaren Nest (das auch künftige Generationen unterbringen könnte) – zum Beispiel unter der Erde – leben und dort auch seine Nahrung finden. Eine ausreichende (um die Konkurrenz zwischen Indivi-

**Warum ist der Nacktmull nackt?**

Im Zusammenhang mit den kuriosen Nacktmullen *(Heterocephalus glaber)* ergibt sich noch ein weiteres Problem, über welches diskutiert wird: die Nacktheit der Nacktmulle. Einige Autoren sehen darin den höchsten Grad der Anpassung unter Tage. Allerdings sind alle anderen unterirdisch lebenden Tiere behaart. Abgesehen von einigen im Wasser lebenden Säugern und Haustieren gibt es auch eine Fledermausart, die unbehaart ist. Die reduzierte Behaarung des Menschen (und von Elefanten) wird ja auch nicht als unterirdische Anpassung erklärt.

Eine genauere Erklärung lautet, die Nacktheit sei eine Bewegungsanpassung, damit die Mulle in den Gängen besser vor- und zurücklaufen können. Aber auch behaarte unterirdisch lebende Tiere können gut vor- und rückwärts laufen. Das Fell eines Maulwurfs (welcher kein Nagetier ist) hat z.B. keinen Strich.

Spekuliert wird auch, ob Nacktheit vielleicht ein Schutz gegen Parasiten sein könnte. Aber es konnte gezeigt werden, daß auch die behaarten Graumulle parasitenfrei sind.

Vielleicht sind die Tiere aber nackt, weil sie eine schlechte Thermoregulation haben und dies in den gleichwarmen Gängen des Baus auch nicht brauchen. Es ist aber sicher eher wahrscheinlich, daß die Tiere aufgrund ihrer Nacktheit eine schlechte Thermoregulation haben.

Nacktheit erscheint manchmal als Mutation auch bei anderen Säugern. Möglicherweise konnten aber nur wenige Tiere wie der Nacktmull den Verlust des Haarkleides (durch ihre Eusozialität) verkraften, und sie wurde durch die Inzucht der Tiere geradezu gefördert und weitergegeben (BURDA 1994). Damit würde die Nacktheit aber gar nicht im Sinne einer Anpassung zu verstehen sein. Zeichnung: Marion HÄBERLE, nach einem Foto von Paul SHERMAN

duen auszuschließen) Nahrungsquelle unter der Erde wird von knollentragenden Kräutern gebildet. [... Dieses Tier], wahrscheinlich ein Nagetier, sollte in einer tropischen Halbwüste leben, wo solche Pflanzen besonders gedeihen." (zit. nach BURDA 1996, S. 111) Nach einem solchen Vortrag über Eusozialität meldete sich ein Zuhörer aus dem Auditorium und sagte, daß die Beschreibung perfekt auf den sogenannten Nacktmull passen würde, aber ob der Mull eusozial sei, wüßte er nicht. Er verwies aber ALEXANDER an Jennifer JARVIS, die sich damals mit Nacktmullen beschäftigte.

JARVIS hatte versucht, in einem Labor eine Zucht mit Nacktmullen aufzubauen, um die Stoffwechselphysiologie dieser kuriosen Tiere zu erforschen. Doch ihre Bemühungen waren frustrierend. In Gefangenschaft pflanzte sich höchstens ein Weibchen pro Kolonie fort. Als JARVIS einen Brief von ALEXANDER bekam, taten sich ihr auf einmal die Augen auf: Die Nacktmulle sind eusozial.

In der Evolutionsbiologie gelten Voraussagen als schwierig. ALEXANDERS Voraussage ist durch ihre (anscheinend) glänzende Bestätigung schon bald Legende geworden, und Karl SIGMUND (1995) schreibt in seinem Buch „Spielpläne": „... eine glänzende Leistung der theoretischen Biologie vom selben Range wie die Vorhersage des Planeten Neptun durch die Astronomen" (zit. nach BURDA 1994, S. 19). Doch diese Voraussage wird von BURDA (1994) kritisiert: „Aber was ist da eigentlich bestätigt worden? Das „Festungsmodell" erlaubt keine Voraussage: Die elterliche Fürsorge und ein sicheres Nest mögen zwar Voraussetzungen für die Entstehung bzw. Erhaltung der Eusozialität sein, bestimmt sind sie jedoch keine hinreichende Voraussetzung und schon gar nicht die Ursache oder der Auslöser der Eusozialität, für die sie, nach der glänzenden Bestätigung von ALEXANDERS Voraussage, gehalten wurden. [Denn] Nacktmulle sind nicht die einzigen unterirdisch lebenden Nagetiere. Mindestens 150 von 1700 Nagetierarten [leben streng unterirdisch]. Sie verlassen kaum ihre nach außen abgeschlossenen Gangsysteme, und sie finden ihre Nahrung ausschließlich unter Tage. Und trotzdem sind die meisten Einzelgänger. In der Tat, wie Eviatar NEVO (1979, NEVO & REIG 1989), Evolutionsbiologe aus der Universität Haifa, zeigte, fördern die ökologischen Bedingungen im unterirdischen Ökotop Konkurrenz, Territorialität und Unduldsamkeit eher als Vergesellschaftung" (zit. nach BURDA 1994, S. 19).

## Kooperationstheorie

Da also auch ALEXANDER nicht den Kern des Problems trifft, wie die Eusozialität bei Nacktmullen entstanden ist, wurde von JARVIS & BENNETT (1990) eine andere Erklärung vorgeschlagen. Während die unterirdische Lebensweise allen Sandgräbern gemeinsam ist, scheint das Habitat (Lebensraum) bezüglich der Eusozialität eine Rolle zu spielen. Nacktmulle leben in der Trockensavanne. Die knollentragenden Kräuter sind über eine viel größere Fläche verteilt und die Knollen sind in der Regel größer, als dies in feuchteren Regionen der Fall ist. Weil unterirdisch lebende Nagetiere ihre Nahrung nur per Zufall finden, müssen sie in trockenen Gebieten natürlich mehr graben. Für viel Arbeit braucht man auch viele Arbeiter. Ist eine Knolle oder Knollengruppe aber erst einmal entdeckt, kann sie viele Arbeiter für längere Zeit ernähren.

Wenn die Theorie vom passenden Habitat stimmt, dann müssen auch andere unterirdisch lebende Nagetiere, die unter ähnlichen ökologi-

schen Bedingungen leben, eusozial sein. Zunächst konnte dies auch an den Damara-Graumullen in Südafrika bestätigt werden. Auch diese leben eusozial, doch dann zeigten sich bei dieser Theorie Schwachstellen. Die außerhalb von Wüstengebieten lebenden Hottentotten- und Natal-Graumulle sind ebenfalls sozial, vielleicht sogar eusozial. Dahingegen leben die großen Sandgräber (*Bathyergus*), ebenfalls in den Trockengebieten Südafrikas, einzeln. Außerdem gibt es in den Halbwüsten des Nahen Ostens unterirdisch lebende Blindmäuse (*Spalax*), die Einzelgänger sind. Von der Kooperationstheorie konnte außerdem nicht vorausgesehen werden, daß Sambische Kleingraumulle, die in relativ feuchten Gegenden mit kleinen knollentragenden Kräutern leben, eusozial sind.

Diese Befunde erfordern eine modifizierte Kooperationstheorie. Anscheinend spielen energetische Zwänge eine Rolle. So haben LOVEGROVE & WISSEL (1988) ein mathematisches Modell entwickelt, welches diese Widersprüche auszuräumen scheint. Ob eusozial oder nicht, entscheidet sich nicht nur an der Verteilung der Nahrungsquellen, sondern auch an der Körpergröße und Stoffwechselrate der Tiere, sowie der relativen Trockenheit des Habitats. Das heißt, die Tiere sollten eusozial sein, wenn die Knollen aufgrund der Trockenheit weit verteilt sind und wenn die Tiere relativ klein sind und damit eine höhere Stoffwechselrate haben. Es gibt nun eine Art eines Riesengraumull *(Cryptomys mechowi)*, der in feuchten Regionen lebt. Diese Art wurde nun zum Prüfstein für die Kooperationstheorie. JARVIS sagte voraus, daß dieser Riesengraumull wahrscheinlich weniger sozial oder einzelgängerisch lebt. Aber auch diese Vorhersage war falsch. Riesengraumulle sind eusozial (BURDA & KAWALIKA 1993).

Die Kooperationstheorie verwechsle – so BURDA (1996) – Qualität (sozial – eusozial) mit Quantität (Gruppengröße). Sie erkläre nur, wieso für eine große Gruppe die kooperative Nahrungssuche vorteilhafter ist, sage jedoch nichts darüber aus, warum die Gruppe eusozial ist. Insgesamt scheint also auch die Kooperationstheorie „aus dem Rennen" zu sein.

Möglicherweise aber, so ein Einwand, spiegelt die Eusozialität die klimatischen Verhältnisse, unter denen sich die Mulle entwickelt haben, wider. Die Eusozialität der Riesengraumulle müßte sich dann in Trockengebieten entwickelt haben. Später sind die Riesengraumulle in feuchtere Regionen eingewandert und haben ihre Eusozialität beibehalten. Dieser Einwand läßt sich aber über chromosomale Untersuchungen widerlegen. Tiere in Trockengebieten haben fast immer eine höhere Chromosomenzahl als Verwandte in feuchteren Regionen. Ein Beispiel ist *Spalax ehrenbergi*, ein unterirdisch lebendes Nagetier aus Israel. Chromosomenuntersuchungen zeigten, daß die Anzahl der diploiden Chromosomen mit der Aridität (Trockenheit) der Umwelt ansteigt. Im Norden des Landes haben die Tiere den diploiden Satz 2n = 52, weiter südlich 2n = 58 und ganz im Süden 2n = 60 (NEVO 1979). Wäre nun die Eusozialität des Riesengraumulls in Trockengebieten entstanden, so wäre im Verhältnis zu anderen *Cryptomys*-Arten mit einer großen Anzahl diploider Chromosomen zu rechnen. Aber der Riesengraumull hat die niedrigste Chromosomenzahl aller Mulle überhaupt (2n = 40) und stammt somit nicht von in Trockengebieten lebenden Mullen ab. Damit wäre auch dieser Einwand widerlegt (BURDA & KAWALINKA 1993, BURDA 1994, 1996).

## Theorie der phylogenetischen Zwänge

Mulle haben eine für Nagetiere ungewöhnlich lange Tragzeit, auch das Jugendstadium dauert relativ lange. Die Mütter sind wie die Jungtiere auf die Versorgung durch andere Familienmitglieder angewiesen. Möglicherweise stand am Anfang des hypothetischen Prozesses hin zur Eusozialität die Monogamie (Einehe), denn alle eusozialen Mulle sind monogam bzw. einige polyandrisch. Monogamie ist zwar im Tierreich eher selten, aber nicht außerordentlich. Vielleicht, so BURDA (1994, 1996), ist die Eusozialität der Mulle lediglich eine extreme Ausprägung der Monogamie. Auch bei anderen monogamen Tieren verbleiben Jungtiere erst einmal im Elternnest und helfen bei der Aufzucht jüngerer Geschwister. Dann wandern sie aber ab und bilden eigene Familien. Bei den Mullen unterbleibt dies jedoch nach bisherigen Erkenntnissen in der Regel (JARVIS et al. 1994). Die Frage bleibt: Wieso? Somit klärt auch dieser Ansatz die Entstehung der Eusozialität nicht. Er bringt wieder kaum mehr als Rahmenbedingungen für die Entstehung von Eusozialität. Andere Autoren vertreten sogar die Auffassung, daß die lange Trag- und Entwicklungszeit nicht eine Ursache, sondern eine Konsequenz der Eusozialität sei. „In der Sicherheit des Familiennestes kann man sich ein langsames Heranreifen gönnen!" (zit. nach BURDA 1994, S. 23)

## Bewertung und Ausblick

Zum Abschluß möchte ich nochmals BURDA (1996) zu Wort kommen lassen: „Es ist schon zu einem Sport der „Mullologen" geworden, nach einer Erklärung für die Eusozialität zu suchen. Bei der Beantwortung der Fragen „Warum?", „Wozu?" werden oft die Funktion, Ursache, Konsequenzen und Korrelationen verwechselt oder gleichgesetzt. Es bleibt immer nur bei Gedankenexperimenten, die schnell als Spekulationen abgewertet werden können" (BURDA 1996, S. 23).

Trotz all der genannten Schwierigkeiten, Eusozialität zu erklären, bzw. aus einem evolutiven Pro-

**Das Grundtypmodell** (SCHERER 1993)

**Definition**

- Zwei Arten, die durch zwischenartliche Kreuzungen miteinander verbunden sind, gehören zu einem Grundtyp.
- Zwei Arten, welche mit einer dritten Art durch Kreuzungen verbunden sind, gehören zum gleichen Grundtyp.

**Folgerungen und Anwendungen**

- Die Grundtypkategorie liegt in der Regel auf Gattungs- bis Familienniveau
- Verschiedene Grundtypen sind durch Merkmalskomplexe klar von einander getrennt.
- Es erweist sich als schwierig, die zu einem Grundtyp gehörenden Arten im Rahmen einer „Stammbaum-Phylogenie" anzuordnen. Stattdessen können eher „Stammbüsche" mit vielfältigen Überkreuzungen angenommen werden.
- Die Verteilung von Merkmalen auf die Arten eines Grundtyps läßt die Deutung zu, daß die hypothetischen Stammformen polyvalent waren. Die Differenzierung in die heutige Artenvielfalt ist vermutlich durch mikroevolutive Vorgänge (inklusive Speziation) abgelaufen. Die heutigen Arten würden demnach über ein tendenziell geringeres Variationspotential als ihre Ahnen verfügen.

**Beispiele für beschriebene Grundtypen**

- Streifenfarngewächse (Aspleniaceae)
- Weizenartige (Triticeae)
- Kernobstgewächse (Maloideae)
- Entenvögel (Anatidae)
- Fasanenartige (Phasianidae)
- Hundeartige (Canidae)
- Pferdeartige (Equidae)

zeß herzuleiten, wird z.B. von WEHNER & GEHRING (1990) an der Verwandtschaftstheorie von HAMILTON festgehalten. Sie schreiben außerdem: „Alle Staaten der Hymenopteren (Hautflügler) und Termiten sind Familienverbände, die sich aus den Brutpflegebeziehungen solitärer Verwandter entwickelt haben" (WEHNER & GEHRING 1990, S. 489). Es ist jedoch nach wie vor schwierig, das Komplexe aus dem Einfachen herzuleiten; das Umgekehrte erscheint oft einfacher. Was spricht aber gegen den Gedanken, daß nicht die solitären, sondern die eusozialen Arten am Anfang standen? Die einzeln lebenden Arten wären dann durch Degeneration (auf mikroevolutiver Ebene) aus den eusozialen hervorgegangen, nicht umgekehrt (vgl. Kasten „Grundtypmodell"). Tatsächlich werden aber alle Übergangsstufen, die von solitär zu eusozial bei den Insekten existieren, evolutionstheoretisch in der Richtung solitär → (eu)sozial gedeutet. Diese Deutung ist aber nur eine evolutionstheoretisch begründete Vermutung bzw. Forderung, die aber keineswegs zwingend ist. Denn tatsächlich vorkommende Zwischenstufen belegen, für sich gesehen, noch keine Richtung.

Die Diskussion der Entstehungstheorien von Eusozialität hat gezeigt, daß alle theoretischen Modelle ihre jeweiligen Schwachstellen haben. Auch empirisch hat sich keines von ihnen bewahrheitet. Ursache und Konsequenz werden zu leicht verwechselt oder gleichgesetzt. Die eigentliche Ursache für Eusozialität ist nach wie vor unbekannt.

## Dank

Danken möchte ich Stephan MARHOLD (Frankfurt a. M.) für die kritische Durchsicht des Manuskripts und Prof. Hynek BURDA (Essen) für ergänzende Anmerkungen.

## Literatur

ALEXANDER RD (1974) The evolution of social behavior. Annu. Rev. Ecol. Syst. *5*, 325-383.

BURDA H (1994) Eine perfekte Familie im Untergrund. Auf der Suche nach der Erklärung für die Eusozialität der Mulle. Forschung Frankfurt *3*, 16-27.

BURDA H (1996) Eine perfekte Familie im Untergrund. Biol. in unserer Zeit *26*, 110-115.

BURDA H & KAWALIKA M (1993) Evolution of eusociality in the Bathyergidae. Naturwissensch. *80*, 235-237.

FAULKES GC, ABBOTT DH & MELLOR A (1990) Investigation of genetic diversity in wild colonies of naked mole-rats *(Heterocephalus glaber)* by DNA fingerprinting. J. Zool. London *221*, 87-97.

HAMILTON WD (1964) The genetical evolution of social behavior. I, II. J. Theor. Biol. *7*, 1-52.

JARVIS JUM (1981) Eusociality in a Mammal: Cooperative Breeding in Naked Mole-Rat Colonies. Science *212*, 571-573.

JARVIS JUM & BENNET NC (1990) The evolutionary history, population biology, and social structure of Afrikan mole-rats: Family Bathyergidae. In: NEVO E & REIG OA (eds) Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular Levels. New York, Wiley-Liss, 97-128.

LOVEGROVE BG (1991) The evolution of eusociality in mole-rats (Bathyergidae): a question of risks, numbers, and costs. Behav. Ecol. Sociobiol. *28*, 37-45.

LOVEGROVE BG & WISSEL C (1988) Oecologia 74, 600-606.

NEVO E (1979) Adaptive Convergence and Divergence of Subterranean Mammals. Ann. Rev. Ecol. Syst. *10*, 269-308.

NEVO E & REIG OA (eds, 1990) Evolution of Subterranean Mammals at the Organismal and Molecular Levels. New York, Wiley-Liss, 97-128.

REEVE HK, WESTNEAT DF, NOON WA, SHERMAN PW & AQUADRO CF (1990) DNA fingerprinting reveals high levels of inbreeding in colonies of the eusocial naked mole-rat. Proc. Natl. Acad. Sci. USA *87*, 2496-2500.

SCHERER S (1993) Basic types of life. In: Scherer S (Hg) Typen des Lebens. Berlin, S. 11-30.

SEIBT U & WICKLER W (1989) Soziale Spinnen. Spektrum Wissensch. *12*, 72-83.

SHERMAN PW, JARVIS JUM & BRAUDE SH (1992) Die enge Gemeinschaft der Nacktmulle. Spektrum Wissensch. *10*, 90-98.

SIGMUND K (1995) Spielpläne: Zufall, Chaos und die Strategien der Evolution. Hamburg.

WEHNER R & GEHRING W (1990) Zoologie. Thieme Verlag, Stuttgart, New York. 22. Auflage.

# „Megaevolution" – Makroevolution – Mikroevolution

*Laurence Loewe, Döbelestr. 34, D-78462 Konstanz*

*Zusammenfassung:* **Mikroevolutive Prozesse konnten schon vielfach nachgewiesen werden, während makroevolutive Vorgänge sich bisher stets der Beobachtung entzogen. Dennoch können diese teilweise theoretisch analysiert werden. Dabei fällt auf, daß nicht alle postulierten makroevolutiven Übergänge gleich geartet sind: Manche waren von besonders fundamentaler Natur („Megaevolution"), weil sie nicht nur zur Entstehung von neuartigen, sondern auch zur Entstehung von übergeordneten Strukturen führen würden, an denen nun ebenfalls Selektion angreifen könnte. Daraus ergeben sich verschiedene Probleme.**

Mitte März letzten Jahres erschien in *Nature*, der berühmten britischen Wissenschaftszeitung, ein Übersichtsartikel mit dem Titel „The major evolutionary transitions". Eörs SZATHMÁRY und John MAYNARD SMITH beginnen die Zusammenfassung ihrer Arbeit mit ihrer provozierendsten Aussage:

*„There is no theoretical reason to expect evolutionary lineages to increase in complexity with time, and no empirical evidence that they do so. Nevertheless, eukaryotic cells are more complex than prokaryotic ones, animals and plants are more complex than protists, and so on. This increase in complexity may have been achieved as a result of a series of major evolutionary transitions. These involved changes in the way information is stored and transmitted"* (SZATHMÁRY & MAYNARD SMITH 1995).

Die Autoren weisen also deutlich darauf hin, daß man keinen theoretischen Grund kennt, welcher eine Zunahme von Komplexität im Verlauf der Evolution einer Abstammungslinie erwarten lassen würde; auch kenne man keinen empirischen Beleg für einen solchen Vorgang. Dies liest sich fast wie das Eingeständnis, daß man über Ursachen makroevolutionärer Prozesse nichts sagen kann, was vermutlich den Tatsachen entspricht. Dies scheint für das grundsätzliche Evolutionsverständnis der Autoren aber nicht weiter bedeutsam, denn sie fahren fort: „Trotzdem sind eukaryonte Zellen komplexer als prokaryonte Zellen, Tiere und Pflanzen sind komplexer als Protisten, usw." Unterschiedliche Komplexität von Organismen wird offenbar als Argument für Makroevolution angesehen. Diese Ansicht ist weit verbreitet und wurde beispielsweise in der Diskussion nach einem evolutionskritischen Vortrag an einer deutschen Universität an folgender Bemerkung eines Zuhörers deutlich: Nachdem im Disput klargestellt war, wie gewaltig die Lücken im kausalen Verständnis evolutionärer Vorgänge sind, wurde von einem Biologen schlußendlich das Argument geäußert: „Das mag ja schon dem gegenwärtigen Stand des Wissens entsprechen, aber wir sind doch schließlich alle da!" (SCHERER 1996). Hier wird, wie in der Arbeit von SZATHMÁRY & MAYNARD SMITH, sehr klar, daß Evolution in weiten Kreisen derart sicher als Tatsache angenommen wird, daß die Existenz des Lebens an sich im Zuge eines unüberbietbaren Zirkelschlusses als Beweis für dessen evolutive Entstehung ins Feld geführt wird. Wie konnte es dazu kommen?

Die Effektivität *mikroevolutiver* Prozesse bei der Anpassung von Organismen an ihre Umgebung ist schon seit längerem bekannt (vgl. z.B. JUNKER & SCHERER 1992). Durch Variationsprozesse wie Regulatormutationen, Aktivierung kryptischer Gene und Strukturveränderungen (z.B. durch Punktmutationen) entstehen dabei Individuen, die sich unter geeigneten Umweltbedingungen besser oder in widrigen Situationen überhaupt erst vermehren können. Eine geschickte Wahl der Mutations- und Selektionsbedingungen kann dabei zu erstaunlichen Resultaten führen (GRANT 1991; BREAKER & JOYCE 1995; CUENOUD & SZOSTAK 1995; PRIJAMBADA et al. 1995; WILSON & SZOSTAK 1995). Ähnliche Beobachtungen brachten DARWIN ja auf den Gedanken, seine Evolutionstheorie zu formulieren.

Postulierte *makroevolutive* Übergänge sind dagegen Thema zahlreicher Diskussionen. Während viele Biologen behaupten, mikroevolutive Mechanismen würden völlig ausreichen, um auch komplexe Strukturen neu entstehen zu lassen

**Mikroevolution:** Unter diesem Schlagwort werden alle Evolutionsprozesse zusammengefaßt, die bisher beobachtet wurden. Sie sind (weitgehend) kausal erklärbar und setzen an vorhandenen Strukturen an. Die Populationsbiologie ist bemüht, diese Vorgänge quantitativ auszuwerten.

**Makroevolution:** Im Gegensatz zu Mikroevolution konnte Makroevolution noch nicht beobachtet werden. Sie hebt sich vor allem dadurch ab, daß sie zu qualitativ neuen, komplizierteren Strukturen und Funktionen führen soll – ohne daß jedoch allgemein definiert wäre, was dies bedeutet.

Manche Evolutionstheoretiker glauben, daß sich Makroevolution durch mikroevolutive Vorgänge verstehen läßt, während andere zusätzliche Prozesse postulieren. Eine fundierte, einheitliche Theorie zur Erklärung makroevolutiver Prozesse liegt nicht vor.

**„Megaevolution":** Manche makroevolutiven Übergänge sind besonders fundamentaler Natur, da sie zur Entstehung von übergeordneten Strukturen führen sollen (siehe Text).

(z.B. FUTUYMA 1990, 498f.), meinen andere, diese seien nicht in der Lage, eine so große und qualitativ andersartige Menge an biologischer Information zu erzeugen, wie sie in der Natur beobachtet wird (DENTON 1985; SCHERER 1995). Forscher, die den ersten Standpunkt vertreten, sind meist bemüht, nachzuweisen, daß die zu erklärenden evolutiven Neuerungen einen Selektionsvorteil bieten, was aber nur eine notwendige, nicht aber hinreichende Bedingung für eine evolutive Neuheit darstellt. Dagegen argumentieren Forscher, die die andere Ansicht teilen, mit Wahrscheinlichkeiten: Eine für einen Organismus vorteilhafte Struktur muß erst entstehen, bevor sie selektiert werden kann, und bei bekannten Mutationsraten kann man berechnen, wieviele Mutationen in welchem Zeitraum bei wievielen Individuen zu erwarten sind. Solche Rechnungen ergeben für manche neue Enzyme (YOCKEY 1992) oder Stoffwechselwege (SCHERER 1995) so geringe Wahrscheinlichkeiten, daß diese Ereignisse auch in vielen Milliarden Jahren nicht zu erwarten sind.

In dem eingangs zitierten Artikel von SZATHMÁRY & MAYNARD SMITH (1995) wird auf diese Probleme der Sprünge (oder Übergänge) von einem funktionsfähigen Stadium zu einem anders gearteten nicht weiter eingegangen. Statt dessen werden besondere Probleme *„mega-evolutiver"*[1] Übergänge (="major evolutionary transitions") diskutiert. Nach Eörs SZATHMÁRY und John MAYNARD SMITH sollen in der Natur folgende „mega-evolutiven" Übergänge stattgefunden haben:

- Von unabhängig replizierenden Molekülen zu Populationen in Kompartimenten
- Von einzelnen selbstreplizierenden Genen zu Chromosomen
- Von RNA als Gen und Enzym in einem Molekül, zu DNA + Enzymen aus Aminosäuren (Ursprung des genetischen Codes)
- Von Prokaryonten zu Eukaryonten mit Zellorganellen
- Von asexuellen Klonen zu sexuellen Populationen
- Von Protisten zu Tieren, Pflanzen und Pilzen (Ursprung der Zelldifferenzierung)
- Von einzeln lebenden Vielzellern zu Kolonien
- Von Primaten-Gesellschaften zu menschlichen durch Spracherwerb

Den meisten dieser Übergänge sind folgende Charakteristika gemeinsam:

- Nach dem Übergang ist keine unabhängige Reproduktion der jeweiligen Vorstufen mehr möglich. Die untergeordnete Einheit (z. B. Gen, Zelle) vermehrt sich nur noch als Teil der jeweils übergeordneten Einheit (z. B. Chromosom, Vielzeller)
- Arbeitsteilung: Durch eine Spezialisation auf verschiedene Teilaufgaben wird die Effizienz erhöht (etwa durch verschiedene Zelltypen mit unterschiedlichen Fähigkeiten).
- Die Art der Informationsspeicherung, der Informationsweitergabe und der verwendeten „Sprache" wird verändert.

SZATHMÁRY und MAYNARD SMITH (1995) gehen wie auch DAWKINS (1976) von dem oben zitierten (FUTUYMA 1990) genzentrierten Ansatz aus. Dieser versucht auch „megaevolutive" Übergänge mit den gleichen Mechanismen zu erklären, die für Mikroevolution verantwortlich sind. Andere kausal erklärbare Vorgänge sind ja auch nicht bekannt und werden daher vermieden.

Das bedeutet beispielsweise, daß Übergänge nicht mit dem letztendlichen Nutzen erklärt werden können, den sie nach ihrer Vollendung brachten, sondern daß der sofortige Nutzen für die einzelne, sich unabhängig vermehrende Einheit entscheidend ist. Wenn sich etwa ein Retrotransposon („springendes Gen") unter bestimmten Bedingungen häufiger als das ganze Genom vermehrt, indem es z.B. häufig springt und sich dabei jedesmal kopiert, dann wird es das auch dann tun, wenn es für den Gesamtorganismus schädlich ist.

## Probleme

Da SZATHMÁRY und MAYNARD SMITH ihren Beitrag nicht als Zusammenfassung unseres Wissens, sondern mehr als Strategiepapier für die zukünftige Forschung verstehen, werden auch einige Schwächen dieses Ansatzes angesprochen:

- Selektion auf einer tieferen Ebene kann Strukturen zerstören, die auf einer höheren Ebene vorteilhaft und daher erhaltenswert wären.

Beispielsweise befindet sich eine Zelle im Vergleich zu einem ganzen Organismus auf einer tieferen Selektionsebene, weil sie sich normalerweise nicht unabhängig von dem Organismus vermehren kann, zu dem sie gehört. Auf der Organismusebene erlaubt das Prinzip der Selektion das Überleben der Organismen, die am besten an ihre Umwelt angepaßt sind. Auf der Zellebene ermöglicht das gleiche Prinzip ein besonders effizientes Wachstum von Zellen, die auf ihre spezielle Umgebung in diesem Organismus besonders gut angepaßt sind. Solange das der Fitneß des gesamten Organismus (= der höheren Ebene) dient, ist dies kein Problem; doch wenn dies nicht mehr der Fall ist, kann es zu Krebs kommen: Zellen verlieren ihre Wachstumshemmungen und werden für den Gesamtorganismus gefährlich, falls die Tumore, die sie bilden, lebenswichtige Funktionen beeinträchtigen. (Solche Zellen können übrigens unsterblich sein.)

Ein weiteres Beispiel: Ein Gen wird nach den Mendelschen Gesetzen der Vererbung nur dann seine Häufigkeit in einer Population erhöhen können, wenn es die Zelle, die es trägt, erfolgreicher macht – es kann sich ja auch nicht unab-

hängig von der Zelle vermehren. Retrotransposons dagegen können dies. Bevorzugt die Selektion auf Gen-Niveau nun solche unabhängigen Retrotransposons, so könnten diese auf Kosten der Zelle das Genom erobern. Die weitere Evolution der Zelle würde dadurch gestört. Es gibt viele Beispiele für solche intragenomischen Konflikte.

❑ Der Ursprung polynukleotidähnlicher Moleküle, die zur Vererbung beliebiger biologischer Information benötigt werden, ist mit vielen Problemen behaftet: Selbst wenn alle nötigen Bausteine in einer „Ursuppe" vorlägen, behindern sie sich mit ihren Spiegelbildern bei der Kondensation kreuzweise, so daß zwar spiegelbildliche Blöcke gebildet werden, die kovalente Bindung an die wachsende Kette aber unterbleibt. Außerdem trennen sich der als Vorlage dienende alte Strang und der soeben gebildete Strang wegen der vielen Wasserstoffbrückenbindungen zwischen den komplementären Basen kaum. Dies kann bei sehr kurzen Oligonukleotiden vermieden werden, da sich diese durch die geringere Anzahl solcher Bindungen spontan voneinander lösen können. Doch sobald höhere Konzentrationen erreicht werden, finden zwei zusammenpassende Stränge immer leichter zueinander, so daß immer weniger Stränge einzeln vorliegen und sich daher nicht mehr vermehren können. Das resultierende subexponentielle Wachstum führt bei limitierenden Ressourcen zu einem stabilen „survival of everybody", so daß die evolutive Kraft der Selektion praktisch aufgehoben wird (vgl. SZATHMÁRY & MAYNARD SMITH 1995, 230).

## Hypothesen

Zur Lösung verschiedener Probleme werden einige Spekulationen geäußert (s. u.), ohne diese jedoch im praktischen Detail zu diskutieren. Der Artikel endet mit der Aufforderung, einige der folgenden Systeme *de novo* nachzubauen, um mehr über ihren Ursprung zu lernen:

**Hypothese:** RNA mit Replikasefunktion könnte die erste sich selbst vermehrende Einheit gewesen sein.

**Aber:** Der Ursprung auch nur eines einzigen RNA-Moleküls auf der Urerde entbehrt bisher jeder experimentellen und theoretischen Basis. O.g. Probleme sind nur die Spitze eines Eisbergs (SHAPIRO 1984; VOLLMERT 1985; SHAPIRO 1987; JOYCE 1989; BINDER 1994).

**Hypothese:** Der genetische Code könnte sich entwickelt haben, indem Aminosäuren als Coenzyme mit „Trinukleotid-Hanteln" versehen, an Ribozyme durch Basenpaarung banden. Eine solche „Aminosäure-Hantel" könnte an verschiedene Ribozyme gebunden haben. Wenn mit jeder neuen Aminosäure die enzymatische Vielfalt gestiegen wäre, hätte sich alles ohne große Gewaltakte entwickeln können.

### Glossar

**Retrotransposon:** Transposons sind DNA-Abschnitte, die sich selbst unter bestimmten Bedingungen von einer Stelle im Genom an eine andere versetzen können („springende Gene"). Retrotransposons tun im wesentliche das gleiche, benutzen jedoch einen anderen Mechanismus: Eine RNA-Kopie wird von ihnen angefertigt, die daraufhin von einer Reversen Transkriptase wieder in eine DNA-Sequenz umgewandelt wird. Diese wird nun an anderer Stelle in das Genom eingebaut. Mehr dazu im Streiflicht „Retrotransposons beschleunigen Mikroevolution bei Stress" in dieser Ausgabe.

**Polynukleotide:** Nukleotide sind die Grundbausteine der Nukleinsäuren D***N***A und R***N***A (***N***ucleic ***A***cids). Sie bestehen aus einer der vier Basen (Adenin, Thymin (bzw. Uracil in RNA), Cytosin, Guanin) verknüpft mit einem Zucker (***R***ibose bei ***RNA***, ***D***esoxyribose bei ***DNA***) und einem Phosphatrest. Werden mehrere Nukleotide entsprechend verknüpft, so entsteht erst ein Oligonukleotid (wenige Nukleotide), bei größeren Kettenlängen spricht man von Polynukleotiden (viele Nukleotide).

**Oligonukleotide:** siehe Polynukleotide

**Replikasefunktion:** Replikasen sind Enzyme (=Proteine), deren Spezialaufgabe es ist, Nukleinsäuren (DNA/RNA) zu kopieren oder ineinander zu überführen.

**„Trinukleotid-Hanteln":** Dieses Wort wurde von SZATHMARY geprägt und bezeichnet eine Aminosäure, die kovalent mit einem „Griff" aus drei Nukleotiden (siehe Polynukleotide) verknüpft ist.

**Ribozyme:** katalytisch wirksame Substanzen („Enzyme"; beschleunigen eine chemische Reaktion), die chemisch gesehen jedoch keine Proteine, sondern Nukleinsäuren (=Polynukleotide; „Ribonukleinsäuren") sind.

**Polymere:** lange Ketten aus Monomeren (Einzelbausteinen).

**Aber:** Dieses Modell ist höchst spekulativ und läßt völlig unklar, wie so etwas im praktischen Detail funktionieren soll. Davon abgesehen ist es nur ein Vorschlag für die Evolution der Zuordnungen des genetischen Codes. Die eigentliche Herausforderung ist aber, zu erklären, wie die Maschinerie, die die Zuordnungen erst ermöglicht und überwacht, nämlich das Ribosom, entstanden ist. Dies hätte nicht ohne Nukleinsäuren und Proteine evolvieren können, da Ribosomen aus beidem bestehen und von Nukleinsäuren kodiert werden.[2] Wenn die Synthese solcher „Aminosäure-Hanteln" nicht genetisch kodiert ist, ist sie von äußeren Umständen (der „Ursuppe") abhängig und damit kaum zu regulieren. Da der genetische Code aber erst noch entstehen soll, wäre eine koordinierte Synthese in der Zelle kaum vorstellbar. Alles in allem ein höchst spekulatives Modell für das „Henne-Ei-Problem" in ungewohntem Gewand.

**Hypothese:** Die erste Protozelle könnte ähnlich wie das Chemoton (Abb. 1) ausgesehen haben.

**Aber:** Dieses Modell trägt wenig zur Erklärung der Herkunft des genetischen Codes bei, wie in Abb.1 näher erläutert, obwohl dies ein Kernproblem ist.

**Hypothese:** Menschliche Sprache könnte schrittweise mit entsprechenden Genen evolvieren. Beispielsweise gibt es eine Erbkrankheit, die auf ein einzelnes dominantes Gen mit mendelschem

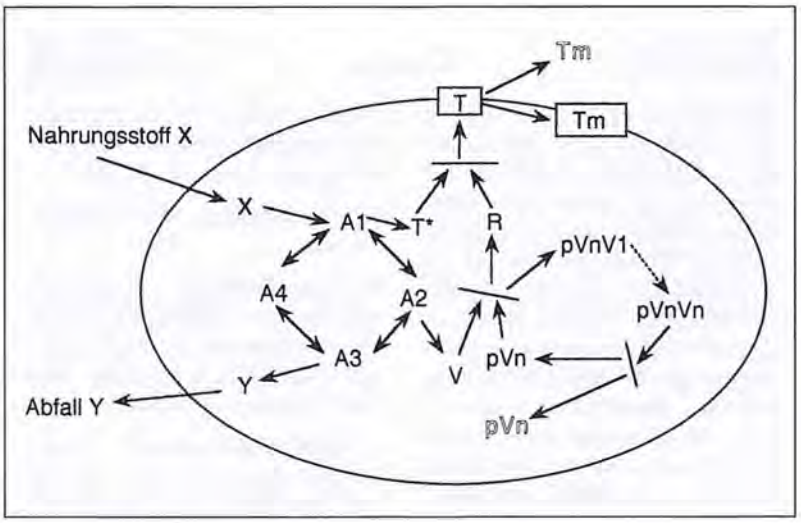



*Abb. 1: Das Chemoton. Ein mögliches, spekulatives Modell für eine Protozelle (nach Szathmáry & Maynard Smith 1995). Das metabolische Subsystem mit den Zwischenstufen A1-A4 ist ein autokatalytischer chemischer Zyklus, der den Nahrungsstoff X verbraucht und den Abfall Y produziert; pVn ist ein Polymer aus n Molekülen V, welches sich matrizengesteuert repliziert; R ist ein Nebenprodukt der (noch) unbekannten Kondensationsreaktion dieser Replikation, welches gebraucht wird, um T* in T umzuwandeln. T ist das Molekül, aus dem die Membran gebaut wird, Tm repräsentiert eine Bilayer-Membran, die aus m Einheiten des Moleküls T besteht. In der Theorie kann gezeigt werden, daß ein solches System wachsen und sich sogar spontan teilen kann (siehe pVn und Tm). Für einige der durch die Pfeile angedeuteten chemischen Reaktionen bestehen konkrete Vorschläge, insgesamt muß jedoch festgehalten werden, daß niemand weiß, wie das Chemoton funktionieren, geschweige denn technisch realisiert werden soll. Kernprobleme stellen dabei die regulativen Vernetzungen sowie die sich reproduzierenden Polymere dar. Den Ursprung des genetischen Codes kann dieses System nicht erklären, da eine genetische Codierung des gesamten Systems durch das zentrale Polymer nicht gegeben ist.*

Erbgang zurückgeht, welche es den Betroffenen unmöglich macht, Plural- und Vergangenheitsformen automatisch zu bilden. Obwohl diese verstanden werden, müssen sie doch alle einzeln gelernt werden. Möglicherweise gelingt es in der Zukunft einmal, die Fähigkeit zur Sprache ebenso auf bestimmte Gene zurückzuführen, wie dies momentan für bestimmte Aspekte der Ontogenese versucht wird (Szathmáry & Maynard Smith 1995).[3]

**Aber:** Ob die Entstehung der entsprechenden Gene durch bekannte Variationsprozesse überhaupt zu erwarten ist, liegt bis dahin ebenso völlig im Dunkeln wie die Frage, ob eine solche Entwicklung überhaupt in kleine Schritte aufgelöst werden kann. Es erscheint eher fraglich, daß ein solch hochvernetztes System wie die menschliche Fähigkeit zur Sprache durch mikroevolutive Prozesse entstanden sein kann.

Hier bleibt nur noch anzumerken, daß der Nachbau eines dieser Systeme durch menschliche Intelligenz an sich kein Argument für eine Evolution dieses Systems ist, geht es in der Evolutionslehre doch darum, die Entstehung von Strukturen ohne intelligente Eingriffe zu erklären. Erst wenn beim Nachbauen festgestellt würde, daß alles auch viel einfacher geht, als man je dachte, sogar so einfach, daß es auch unter plausiblen natürlichen Rahmenbedingungen geschehen könnte, dann wäre dies als Hinweis auf die Möglichkeit einer spontanen Entstehung zu werten.[4]

„Eine zentrale Idee der modernen Biologie ist die der Information. Entwicklungsbiologie kann als das Studium dessen betrachtet werden, wie Information im Genom in eine erwachsene Struktur umgesetzt wird, und Evolutionsbiologie fragt, wie die Information das erste Mal dorthin gelangt ist" (Szathmáry & Maynard Smith 1995). Doch können wir wissen, wie biologische Information entstehen konnte, solange wir nicht wissen, wie biologische Information quantifiziert werden kann?

## Ist es sinnvoll, von „Mega-Evolution" zu reden?

Die Autoren äußern die Hoffnung, daß die Ähnlichkeit der „mega-evolutiven" Übergänge es ermöglichen könnte, einmal gewonnene Erklärungen für einen Übergang auch auf die anderen zu übertragen. Was für konstruktive Modelle gelten könnte, könnte jedoch auch für Kritik an diesen Modellen gelten. Jedenfalls sollte geprüft werden, ob grundsätzliche Kritik an Modellen zu einem postulierten „mega-evolutiven" Übergang sich auch auf die Modelle zu einem anderen Übergang übertragen läßt. Die enormen qualitativen Unterschiede zwischen den einzelnen Übergängen dürften jedoch die Übertragbarkeit von Modellen und ihrer Kritik erheblich einschränken.

Zweifelsohne kommt den beschriebenen evolutiven Übergängen eine besondere qualitative Bedeutung zu. Inwiefern es sich bewährt, Makro- und „Mega-Evolution" zu trennen, bleibt abzuwarten. „Mega-evolutive" Übergänge sind sicher mit einigen Arten von Problemen behaftet, die bei makroevolutiven Übergängen nicht vorkommen. Eines haben Makro- und Mega-Evolution jedoch gemeinsam: Beiden fehlt bisher eine plausible Erklärung dafür, wie die neuen, zu selektierenden Strukturen überhaupt erst einmal entstanden sein sollen, bzw. woher die dafür nötige biologische Information nun im Detail gekommen sein könnte. An dem Grundpostulat von zufälligen Mutationen, die in langen Zeiträumen alles Entscheidende schaffen, ändern auch die von Szathmáry und Maynard Smith eingebrachten Überlegungen nichts. Obwohl ein paar Vorstellungen dazu geäußert wurden, wurden sie jedoch nirgendwo an einem konkreten Beispiel zu Ende argumentiert. Darin unterscheidet sich dieser Artikel nicht von vielen anderen bisher zum Thema erschienenen evolutionstheoretischen Arbeiten.

## Literatur


BINDER H (1994) Ribozyme und die Entstehung des Lebens. Studium Integrale Journal *1*, 35.

BREAKER RR & JOYCE GF (1995) Self-Incorporation of Coenzymes by Ribozymes. Journal of Molecular Evolution *40*, 551-558.

CUENOUD B & SZOSTAK JW (1995) A DNA metalloenzyme with DNA ligase activity. Nature *375*, 611-614.

DAWKINS R (1976) The Selfish Gene. Oxford, Oxford University Press.

DENTON M (1985) Evolution: A Theory in crisis. London, Burnett Books.

FUTUYMA DJ (1990) Evolutionsbiologie. Basel: Birkhäuser.

GRANT PR (1991) Aktuelle Selektion bei Darwinfinken. Spektrum der Wissenschaft (12), 64-72.

JOYCE GF (1989) RNA evolution and the origins of life. Nature *338*, 217-224.

JUNKER R & SCHERER S (1992) Entstehung und Geschichte der Lebewesen. Daten und Deutungen für den Biologieunterricht. Gießen, Weyel Lehrmittelverlag.

PRIJAMBADA ID, NEGORO S, YOMO T & URABE I (1995) Emergence of Nylon Oligomer Degradation Enzymes in *Pseudomonas aeruginosa* PAO through Experimental Evolution. Applied and Environmental Microbiology *61*, 2020-2022.

SCHERER S (1995) Höherentwicklung bei Bakterien: Ist ein molekularer Mechanismus bekannt? In: MEY J, SCHMIDT R & ZIBULLA S (Hg) Streitfall Evolution. Stuttgart, Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, S. 85-104.

SCHERER S (1996) Persönliche Mitteilung.

SHAPIRO R (1984) The Improbability of Prebiotic Nucleic Acid Synthesis. Origins of Life *14*, 565-570.

SHAPIRO R (1987) Schöpfung und Zufall. München, C. Bertelsmann Verlag.

SZATHMÁRY E & MAYNARD SMITH J (1995) The major evolutionary transitions. Nature *374*, 227-232.

VOLLMERT B (1985) Das Molekül und das Leben – Vom makromolekularen Ursprung des Lebens und der Arten: Was Darwin nicht wissen konnte und Darwinisten nicht wissen wollen. Reinbek bei Hamburg, Rowohlt.

WILSON C & SZOSTAK JW (1995) In vitro evolution of a self-alkylating ribozyme. Nature *374*, 777-782.

YOCKEY HP (1992) Information theory and molecular biology. Cambridge, Cambridge University Press.


## Anmerkungen

1 Dieses Wort wurde nicht von den Autoren gebraucht. Es wird hier nur eingeführt, um den qualitativen Unterschied zu Makroevolution hervorzuheben.

2 Ein praktischer Vergleich aus dem Computeralltag kann hier von Nutzen sein: Um die Buchstaben dieses Textes zu speichern, wird der sogenannte ASCII-Code verwendet. „A" ist „65", „B" ist „66", „C" ist „67" usw. Der zufällige Ursprung des genetischen Codes bedeutet nun nicht nur, daß solche ZAHLEN und ihre Zuordnung zu einzelnen Buchstaben von selbst entstehen, sondern daß auch das PROGRAMM, das diese Übersetzung vornimmt, bitweise durch Veränderung von irgendwelchen Zahlen entsteht.

3 Über die ethischen Aspekte dieser wahrscheinlich nur im „Menschenversuch" zu erforschenden Fragestellung wurde von SZATHMÁRY & MAYNARD SMITH (1995) nichts gesagt. Möglicherweise muß man hoffen, daß diese interessanten Zusammenhänge nie genau erforscht werden.

4 Damit ist jedoch immer noch nichts über eine historische Realität ausgesagt worden.

KURZBEITRÄGE

# Der Reptil-Säuger-Übergang – Probleme am Beispiel eines Kiefergelenkknochens

**Einleitung.** Nach evolutionstheoretischen Vorstellungen werden die Säugetiere von den Reptilien abgeleitet. Unter den Reptilien gelten die sogenannten „säugerähnlichen Reptilien" als Ahnen der Säugetiere. Da diese sich schon fast an der Wurzel des Reptilien-Stammbaumes von den übrigen Reptilien abgezweigt haben sollen, werden die heute lebenden Reptilien von Evolutionstheoretikern als relativ ferne Verwandte der Säugetiere eingestuft. Die unmittelbaren Ahnen der Säugetiere sucht man unter der fortschrittlichsten Gruppe der säugerähnlichen Reptilien, den Cynodonten.

Eine Schlüsselstellung bei der vermuteten Säugetierevolution nimmt die Entstehung des Säugetiermittelohres ein. Auf der Basis embryologisch-phylogenetischer Vorstellungen (Reichert-Gaupp'sche Theorie) leiten sich Teile des Säugetiermittelohres vom reptilischen Kiefergelenk ab. Dabei werden die Säugetiermittelohrknochen Incus (Amboß) und Malleus (Hammer) mit den reptilischen Kiefergelenkknochen am Schädel, dem Quadratum („Viereckknochen") und am Unterkiefer, dem Artikulare, homologisiert. Nach dieser Theorie wird der obere reptilische Kiefergelenkknochen in den mittleren und der untere reptilische Kiefergelenkknochen in den äußeren Knochen der Gehörknöchelkette der Säugetiere transformiert (kritische Diskussion siehe Ullrich 1994). Das Quadratum ist deshalb neben dem Artikulare (und dem hier nicht thematisierten Angulare) ein phylogenetisch-paläontologisch besonders interessanter Knochen.

Luo & Crompton (1994) haben in einer detaillierten Untersuchung das Quadratum von fossilen Formen, denen eine große Bedeutung im Reptil-Säuger-Übergangsfeld zugemessen wird, untersucht und allgemeine evolutionäre Tendenzen erkannt. Kann mit diesem eminent wichtigen kleinen Knochen aber eine schlüssige phylogenetische Abfolge konstruiert werden?

Zum Untersuchungsmaterial von Luo & Crompton (1994) gehörten u.a. der mäßig primitive Cynodont *Thrinaxodon*, Vertreter der drei fortschrittlichen Cynodontenfamilien Probainognathidae, Tritylodontidae und Tritheledontidae sowie das bekannteste frühe Säugetier *Morganucodon* aus der Familie der Morganucodontidae. *Sinoconodon* wird als noch primitiveres Säugetier (Schwestertaxon der Säugetiere) und damit noch cynodontenähnlicher als *Morganucodon* eingeschätzt (Crompton & Luo 1993, Rowe 1993). Von diesem Tier ist aber kein Quadratum bekannt.

*Morganucodon* wird als Säugetier eingestuft, weil es neben dem reptilischen Quadrato-Artikulargelenk ein zweites Kiefergelenk zwischen Squamosum (Schädel) und Dentale (Unterkiefer), wie es bei den heutigen Säugetieren existiert, besitzt. Allerdings verfügt *Morganucodon* wie die Reptilien nur über einen einzigen Mittelohrknochen, den Stapes (Steigbügel). Die Mittelohrmorphologie von *Morganucodon* war deshalb unbestritten cynodontenähnlich. Somit ist dort der eigentliche evolutionäre Schritt vom Quadratum der Reptilien zum Incus der Säugetiere noch nicht erfolgt.

Der evolutionstheoretisch postulierte Übergang von einem zu drei Gehörknöchelchen ist fossil nicht dokumentiert. Der Beginn der Säugetiermittelohrevolution wird aber bereits lange vor dem Auftreten der drei Mittelohrknochen in der Linie der fortschrittlichen säugerähnlichen Reptilien mit einer Verkleinerung und Mobilitätserhöhung der postdentalen Knochen und des Quadratum sowie einer Vergrößerung des Dentale angenommen (Allin & Hopson 1992). Einige Paläontologen vermuten, daß die reptilischen Kiefergelenkknochen der säugerähnlichen Reptilien nicht nur eine lasttragende Funktion ausübten, sondern auch als Teil einer Gehörknöchelkette akustische Vibrationen über den Stapes zum Innenohr weiterleiteten. Es ist deshalb lohnenswert, die Plausibilität der vermuteten Säugermittelohrevolution noch vor Erreichen der vollen Säugermorphologie anhand des Quadratum einzuschätzen.

Im folgenden werden zunächst die Quadratummorphologie allgemein und die von Luo & Crompton (1994) festgestellten groben Tendenzen bei der vermuteten Transformationsreihe dargestellt. Danach werden die Merkmale des Quadratum der entsprechenden Formen jeweils miteinander verglichen. Es wird gefragt, ob die Merkmalsänderungen zu einer kontinuierlichen Zunahme der Ähnlichkeit mit *Morganucodon* führen und somit eine plausible evolutionäre Abfolge darstellen. Außer Betracht gelassen werden soll das Problem, ob die Unterschiede in der Quadratummorphologie zwischen den einzelnen Familien überhaupt durch bekannte Evolutionsmechanismen erklärt werden können.



Stud. Int. J. 3 (1996), 76 – 78

## Quadratummorphologie und allgemeine evolutionäre Tendenzen.

Das Quadratum besteht in seiner Grundstruktur aus einer Rolle (Trochlea) und einer (dorsalen) Platte. Die Trochlea verfügt innen (medial) und außen (lateral) über aufgetriebene Gelenkfortsätze (Condylen). Außerdem ist am Quadratum eine Vertiefung oder ein Fortsatz für den Knochenkontakt mit dem Steigbügel vorhanden. Die Platte des Quadratum besitzt eine grob dreieckige Form mit der Trochlea als Basis sowie einen inneren und äußeren Rand. Beide Ränder laufen zur Spitze des Plattendreiecks (manchmal auch rund geformt) zusammen (Abb. 1).

Luo & Crompton (1994) stellen auf der Basis ihrer Merkmalsanalyse folgende Evolutionsfolge auf: *Trinaxodon – Probainognathus – Oligokyphus* (Tritylodont) – *Pachygenelus* (Tritheledont) – *Morganucodon* (siehe Abb. 1). Innerhalb dieser Reihe zeigen sich folgende allgemeine Merkmalsänderungen:

(1) zunehmende Rotation der dorsalen Platte gegenüber der Trochlea
(2) zunehmende Konkavität der Kontaktfläche der dorsalen Platte
(3) Entwicklung eines eingeschnürten Halses zwischen der dorsalen Platte und der Trochlea
(4) Vereinfachung des Kontaktes zwischen Quadratum und Schädel mit der Folge einer besseren Mobilität des Quadratum
(5) Bildung eines Steigbügelfortsatzes.

## Evolutionäre Probleme und Schlußfolgerung.

In der von Luo & Crompton aufgestellten Evolutionsfolge von *Thrinaxodon* zu *Morganucodon* zeigt sich mindestens in den Merkmalen 1 und 4 keine kontinuierliche Annäherung an die Verhältnisse von *Morganucodon.*

(1) Folgender Grad der Rotation der Platte gegenüber der Trochlea ist bei den einzelnen Formen vorhanden (Abb. 2):

*Thrinaxodon* (10 Grad) – *Probainognathus* (45 Grad) – Tritylodontidae (0 Grad) – *Pachygenelus* (120 Grad) – *Morganucodon* (90 Grad). Nach der von Luo & Crompton (1994) aufgestellten Regel besitzen die Tritylodonten zwar einen geringeren Rotationswinkel als *Pachygenelus,* der Winkel beider Cynodonten müßte aber zwischen 45 und 90 Grad liegen.

(2) Der Kontakt zwischen dem Quadratum und dem Schädel zeigt in der Grundtendenz eine Vereinfachung in der Befestigung am Schädel. Das Quadratum ist dadurch mobiler. Es ist aber keine kontinuierliche Annäherung an die *Morganucodon*-Verhältnisse nachweisbar (Tab. 1). So besitzt einzig *Probainognathus* einen Kontakt des Quadratum mit dem Epipterygoid. Bei den Thritheledonten *(Pachygenelus)*, die von vielen Paläanthropologen als säugerähnlichste Cynodontenfamilie eingestuft werden, wird das Quadratum vollständig vom Squamosum (Schuppenschläfenbein), bei *Morganucodon* dage-

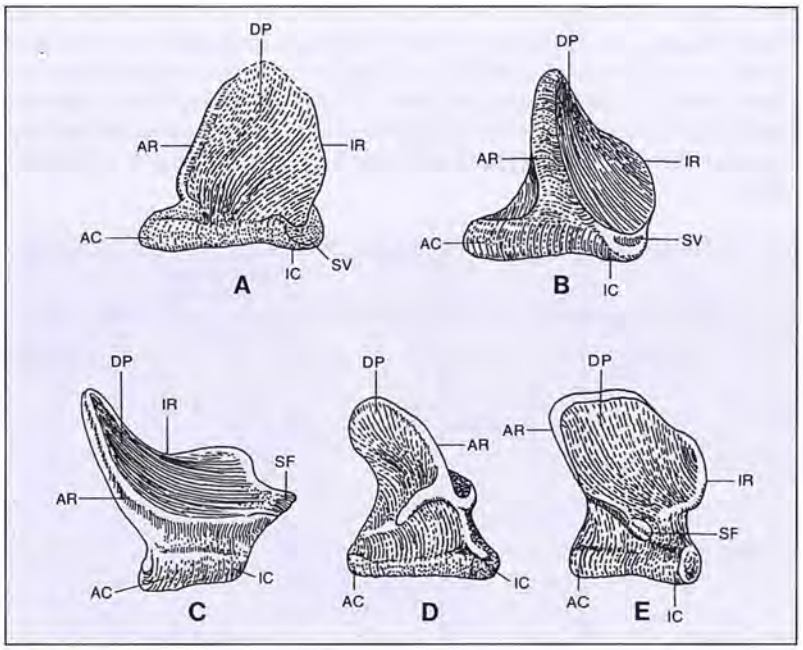



*Abb. 1: Linkes Quadratum von (A)* Trinaxodon, *(B)* Probainognathus, *(C)* Oligokyphus *(Tritylodont), (D)* Pachygenelus *(Tritheledont) und (E)* Morganucodon *in der Ansicht von posterior (nach Luo & Crompton 1994).*
*Abkürzungen: AC, Außencondylus der Trochlea; AR, Außenrand; DP, dorsale Platte; IC, Innencondylus der Tochlea; IR, Innenrand; SF, Steigbügelfortsatz; SV, Steigbügelvertiefung*

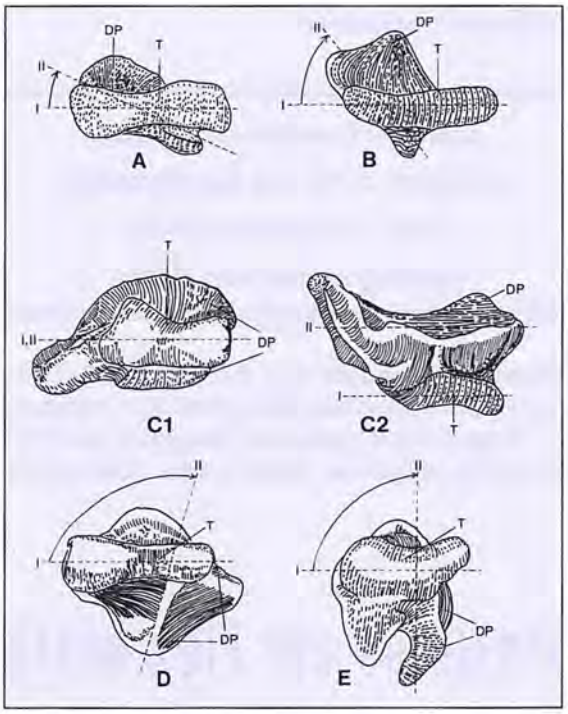



*Abb. 2: Linkes Quadratum von (A)* Trinaxodon, *(B)* Probainognathus, *(C)* Kayentatherium *(Tritylodont), (D)* Pachygenelus *(Tritheledont) und (E)* Morganucodon *in der Ansicht von ventral oder antero-ventral (nach Luo & Crompton 1994). Weil die dorsale Platte nahezu horizontal und parallel zur Achse der Trochlea bei den Tritylodonten liegt, ist eine zusätzliche Ansicht des Quadratum von (C2)* Kayentatherium *von anterior hinzugefügt. Abkürzungen: I, Trochleaachse; II, Hauptebene der dorsalen Platte; DP, dorsale Platte; T, Trochlea*

*Tab.1: Kontakt des Quadratum (oberer Kiefergelenkknochen) mit verschiedenen Schädelknochen. Alle aufgeführten fossilen Formen haben zusätzlich einen Kontakt mit dem Stapes.* Thrinaxodon, Probainognathus *und die Tritylodonten besitzen auch einen Kontakt zum Quadratojugale. Dieser Knochen wurde bei keinem Fund von* Pachygenelus *und* Morganucodon *gefunden. Die Art der Kochenkontakte des Quadratum sind nur grob beschrieben. Detaillierte Beschreibung siehe* Luo & Crompton *(1994).*

| | Pterygoid | Epipterygoid | Squamosum | Processus paroccipitalis des Petrosum | Prooticum |
|---|---|---|---|---|---|
| *Thrinaxodon* | Kontakt mit Ramus quadratus | | Kontakt | Teilkontakt | Kontakt mit lateralem Vorsprung |
| *Probaino-gnathus* | | Kontakt mit Ramus quadratus | Kontakt | | |
| Tritylo-dontidae | | | geringer Kontakt | ausgeprägter Kontakt mit massivem bulbösem Processus paroccipitalis | |
| *Pachygenelus* | | | ausgeprägter Kontakt mit vollständiger Abstützung in tiefer Einkerbung | | |
| *Morganucodon* | | | | ausgeprägter Kontakt mit vollständiger Abstützung durch Verzahnung | |

gen vollständig vom Processus paroccipitalis des Petrosum (Felsenbein) abgestützt. Allerdings haben Kermack et al. (1981) bei *Morganucodon (watsoni)* auch einen Kontakt des Quadratum mit dem Squamosum beschrieben.

> Die Merkmalsänderungen erlauben nicht die Konstruktion einer kontinuierlichen phylogenetischen Reihe

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß in der Linie von *Thrinaxodon* (mäßig primitiver Cynodont) zu *Morganucodon* (primitives Säugetier) das Quadratum in der groben Tendenz eine zunehmende morphologische Ähnlichkeit mit *Morganucodon* aufweist. Die Merkmalsänderungen erlauben aber nicht die Konstruktion einer kontinuierlichen phylogenetischen Reihe. Die Morphologie des Quadratum von Formen im vermuteten Reptil-Säuger-Übergang zeigt beispielhaft, daß einigermaßen widerspruchsfreie Stammbaumdarstellungen nur bei sehr vergröberter und generalisierter Betrachtung möglich sind, nicht jedoch bei einer „Feinauflösung". Werden zum Quadratum weitere Knochen und damit wesentlich mehr Merkmale in die Betrachtung einbezogen, dann verschärft sich dieses Problem aus evolutionstheoretischer Sicht erheblich (Brandt 1997).

*Michael Brandt*

## Literatur


Allin EF & Hopson JA (1992) Evolution of the auditory system in synapsida („mammal-like reptiles" and primitive mammals) as seen in the fossil record. In: Webster DB, Fay RR & Popper AN (eds) The evolutionary biology of hearing. Springer, New York, pp 587-614.

Brandt M (1997) Säugerähnliche Reptilien. In: Junker R & Scherer S (Hg) Entstehung und Geschichte der Lebewesen. Gießen, 1997 (4., neubearbeitete Auflage, in Vorbereitung).

Crompton AW & Luo Z (1993) Relationships of the Liassic mammals Sinoconodon, Morganucodon oehleri, and Dinnetherium. In: Szalay FS, Novacek MJ & McKenna MC (eds) Mammal phylogeny. Springer, New York, pp 30-44.

Kermack KA, Mussett F & Rigney HW (1981) The skull of Morganucodon. Zool. J. Linn. Soc. 71, 1-158.

Luo Z & Crompton AW (1994) Transformation of the quadrate (incus) through the transition from non-mammalian cynodonts to mammals. J. Vert. Paleo. 14, 341-374.

Rowe T (1993) Phylogenetic systematics and the early history of mammals. In: Szalay FS, Novacek MJ & McKenna MC (eds) Mammal phylogeny. Springer, New York, pp 129-145.

Ullrich H (1994) Embryologie und Homologie: Die Reichert-Gauppsche Theorie. Stud. Int. J. 1, 15-24.


# Hinweise zur Flexibilität von Grundtypen

Weshalb sind manche Organismengruppen über lange Zeiträume hinweg stabil, während sich andere schnell verändern? Anhand einiger Beispiele aus der Botanik postuliert Ehrendorfer (1988) einen Zusammenhang mit den Umweltbedingungen, denen die Organismen ausgesetzt sind. Je einheitlicher ein Habitat (Lebensraum) gestaltet ist, desto geringer fällt die Artenzahl eines Formenkreises aus. In die Terminologie der Grundtypenbiologie (Scherer 1993) übersetzt: Die Diversifikation innerhalb von Grundtypen gestaltet sich umso ergiebiger, je vielgestaltiger der Lebensraum ausgebildet ist. Dieser Zusammenhang drängt sich jedenfalls auf, wenn man Beispiele wie das folgende betrachtet.

Vier verwandte Gruppen aus der Gattung *Galium* (Labkraut, Familie Rubiaceae) mit vergleichbarem Ausmaß an morphologischer und

cytogenetischer Diversität, ähnlicher Fortpflanzungsbiologie und ähnlicher geographischer Verbreitung weisen sehr unterschiedliche Anzahlen von Biospezies auf, nämlich maximal 26 *(Galium pusillum*-Gruppe) und minimal nur 4 *(Galium palustre*-Gruppe). Erstere ist auf heterogenen Standorten verbreitet, letztere auf ziemlich einheitlichen sumpfigen Gebieten. Die anderen Gruppen sind bezüglich der Artenzahlen und der Standort-Diversität intermediär. Je mosaikartiger die Lebensräume gestaltet sind, desto stärker ist die Tendenz, lokal begrenzte, einheitliche und klar umgrenzte Spezies zu bilden (EHRENDORFER 1988, 321).

**Bemerkenswerte Flexibilität.** Das bekannte Klebkraut *(G. aparine)* weist eine erstaunliche Flexibilität auf. Bei guter Lichteinstrahlung und geringer Konkurrenz kann diese Art robuste Pflanzen mit hoher Samenproduktion ausbilden, während die Pflanzen im Schatten und bei stärkerer Konkurrenz zart sind und nur geringe Mengen an Samen produzieren. Diese Fähigkeit zur Modifikation (nicht-erbliche unterschiedliche Gestaltausprägung) ermöglicht dieser Art eine bemerkenswerte ökologische Vielseitigkeit.

**Katastrophische Selektion.** Untersuchungen an anderen Rubiaceen-Gattungen, *Valantia* und *Cruciata,* legen die Entstehung einjähriger Arten aus perennen (ausdauernden, mehrjährigen) nahe. Dabei handelt es sich um xerophile (trockenheitsliebende) Formen, die starke Veränderungen in der Fruchtverbreitung und in der Chromosomenzahl erfahren haben: Während die perennen Arten die Chromosomengrundzahl x=11 aufweisen, besitzen die einjährigen Arten unterschiedliche Chromosomenzahlen bis herunter zu x=5 bzw. x=9. Der Karyotyp (Anordnung der Chromosomen) ist also beim Übergang zur einjährigen Lebensweise im trockeneren Habitat erheblich verändert worden. Übergangsformen sind nicht bekannt. Angesichts der deutlichen morphologischen Veränderung ergibt sich aus diesen Befunden, daß die dysploiden (mit abweichender Chromosomenzahl) einjährigen Gruppen das Resultat einer „katastrophischen" Selektion (vgl. Lewis 1962) und sehr schnellen Evolution in kleinen Populationen sind, die durch den Streß der extremen Umweltbedingungen hervorgerufen worden sein dürfte. Damit liegt ein Hinweis vor, daß das Auftreten von Artaufspaltungen weniger eine Frage der Zeit, als vielmehr geeigneter Randbedingungen ist (vgl. JUNKER 1993).

*Reinhard Junker*

## Literatur


EHRENDORFER F (1988) Stability versus change, or how to explain evolution. In: GREUTER W & ZIMMER B (eds) Proceedings of the XIVth International Botanical Congress. Königstein i. T.: Koeltz, S. 317-333.

JUNKER R (1993) Prozesse der Artbildung. In: SCHERER S (Hg) Typen des Lebens. Berlin, S. 31-45.

LEWIS H (1962) Catastrophic selection as a factor in speciation. Evolution *16,* 257-271.

SCHERER S (1993, Hg) Typen des Lebens. Berlin.


# Haeckel, Hox-Gene und Cladismus

**Rückblick auf das Symposium: Das Biogenetische Grundgesetz und seine Folgen am 4. November 1995 am Zoologischen Institut der Universität Jena**

Am 31. Oktober 1920 wurde im ehemaligen Wohnhaus des Jenaer Zoologen Ernst HAECKEL in der Villa Medusa ein Museum eröffnet, das Leben und Werk des Forschers und einflußreichen Kämpfers der Evolutionstheorie würdigt und mit eindrucksvollen Ausstellungsstücken präsentiert. Das 75. Gründungsjubiläum nahm man deshalb zum Anlaß für ein Symposium, um über den Wert des Biogenetischen Grundgesetzes und seine Folgen für die aktuelle Evolutionsforschung zu diskutieren. Der geschichtsträchtige Hörsaal des Zoologischen Institutes der Uni Jena bot dafür den würdigen äußeren Rahmen für die aus allen Teilen Deutschlands angereisten Phylogenetiker, Anatomen und Embryologen. Und wie immer, wenn Ernst HAECKEL und seine Thesen im Mittelpunkt des Interesses stehen, boten die sachlich sehr aufschlußreichen Referate genügend Stoff für zuweilen sehr emotional geführte Auseinandersetzungen. Zwangsläufig offenbarten sich so auch generelle Schwachpunkte der gegenwärtigen, in den jeweiligen Evolutionsvorstellungen genutzten Argumentationen, die keineswegs verschwiegen wurden. Einige wesentliche inhaltliche Schwerpunkte dieser Tagung sollen kurz dargestellt werden. (Der darüber hinaus Interessierte sei auf den vom Veranstalter angekündigten Tagungsband verwiesen, der Ende 1996 im Fischer-Verlag Jena erscheinen soll.)

Der Institutsdirektor des Ernst-Haeckel-Hauses, Privatdozent Dr. Dr. BREIDBACH, ging in seinem Beitrag auf die von HAECKEL im Biogenetischen Grundgesetz entworfene und von vielen Evolutionsbiologen bis in die moderne Zeit hinein genutzte Metho-

## Glossar

**Biogenetisches Grundgesetz:** Von Ernst HAECKEL 1866 im Sinne der Abstammungslehre uminterpretierte Ansicht J. Fr. MECKELS u.a., wonach ein Organismus während seiner individuellen Ontogenese morphologische Stadien der systematisch unter ihm stehenden Organismen durchläuft und die Phylogenese als Ursache für den ontogenetischen Gestaltwandel gilt.

**Caenogenese** (Fälschungsentwicklung): Nach HAECKEL die Herausbildung von ontogenetischen Spezialstrukturen (Placenta, Amnionhöhle), welche nicht mit adulten Merkmalen phylogenetischer Ahnen homologisierbar sind. Das Begriffspaar Palingenese – Caenogenese wird heute nicht mehr im Sinne HAECKELS verwendet.

**Cladismus:** Systematisierungsmethodik, welche primär anhand von Analysen biologischer Merkmals- und Musterverteilungen die Organismen (rezente und fossile) in dichotome Verzweigungsschemata (Cladogramme) einordnet. Das Cladogramm (Phylogramm) mit den wenigsten Vezweigungspunkten wird für die jeweils betrachtete Organismengruppe als wahrscheinlichste Widerspiegelung ihrer Phylogenese angesehen. Die Methodik des Cladismus schließt bewußt das Fragen nach Evolutionsmechanismen aus.

**Homöotische Gene (Hox-Gene):** Gruppe von Genen, denen u.a. in der Frühphase der Ontogenese wichtige Kompartimentierungs- und Kontrollfunktionen zukommen. Kennzeichnend ist die große Ähnlichkeit bestimmter Genabschnitte (Homöobox) bei den unterschiedlichen Tierstämmen, weshalb den Hox-Genen auch eine Schlüsselrolle in der Evolution zugeschrieben wird.

**Morphogenese:** Der Wandel und die endgültige Bildung charakteristischer Formen und Strukturen eines Organismus im Verlauf der Ontogenese.

**Ontogenese:** Bezeichnung der Keimesentwicklung eines Organismus, welche bei Wirbeltieren von der Befruchtung bis zur Geburt dauert und die Blasto-, Embryo- und Fetogenese einschließt.

**Palingenese** (Auszugsentwicklung): Nach HAECKEL jene ontogenetischen Entwicklungsschritte, bei denen am Embryo bzw. Feten adulte Merkmale phylogenetischer Ahnen auftreten bzw. rekapituliert (wiederholt) werden. Bekanntestes Beispiel sind die sogenannten Kiemenbögen in der Embryogenese der Säugetiere.

dik des Vergleiches von Ontogenese und Phylogenese ein. Neben der Darstellung der geschichtlichen Verwurzelung in naturphilosophischen Vorstellungen wurde der von HAECKEL praktizierte Zirkelschluß zwischen Phylogenese und Ontogenese kritisch hinterfragt. Die Abstammungslehre deklarierte er bekanntlich als bewiesene und nicht zu hinterfragende Tatsache, ohne die eine kausale und deskriptive Auswertung der Ontogenese unmöglich sei. Die Ontogenese hingegen stellte er als entscheidenden Lichtträger für das Verständnis des Verlaufs der Phylogenese dar. Beide Argumentationslinien verband HAECKEL problemlos miteinander. So konnten ontogenetische Merkmale einmal als Wiederholungen von Strukturen phylogenetischer Ahnen oder als Beleg für fossil noch unbekannte phylogenetische Übergänge gewertet werden. Weiter führte BREIDBACH aus, daß die zumeist nur nach subjektiven Kriterien festzulegende Charakterisierung ontogenetischer Merkmale als palingenetisch oder caenogenetisch für das heutige Chaos konkurrierender Stammbaumentwürfe mit verantwortlich ist. Solange der exakte Ablauf der Phylogenese einer interessierenden Art nicht bekannt ist, kann eine sinnvolle Unterscheidung ontogenetischer Merkmale in die von HAECKEL vorgeschlagenen Kategorien nicht erfolgen. Ebenso bezeichnete BREIDBACH die für die phylogenetische Systematik so zentralen Begriffe „Homologie" und „Analogie" als nach wie vor unbefriedigend definierte wissenschaftliche Kategorien. Grund dafür sei der auf HAECKEL und GEGENBAUR zurückgehende Ansatz, mit diesen Begriffen deskriptive Inhalte (Erfassung von Ähnlichkeitsgraden) und historisch-dynamische Prozesse (Abstammung von gemeinsamen Ahnen bzw. Konvergenzentwicklung) gleichzeitig beschreiben zu wollen. Während Ähnlichkeiten rein deskriptiv und statistisch nach festgelegten Kriterien faßbar sind, fehlt der historischen Interpretation dieser Merkmale als Evolutionsindizien ein analoger wissenschaftlicher Maßstab.

HAECKELS Arbeitsweise, so BREIDBACH weiter, entphysiologisierte die Morphologie. Funktionelle Aspekte zum Verständnis des Erscheinungsbildes eines embryonalen Merkmales, z. B. der Visceralbögen oder „Kiemenbögen" in der menschlichen Embryogenese, traten zugunsten der phylogenetischen Deutung in den Hintergrund. Dem Biogenetischen Grundgesetz, so wie es HAECKEL verstand, könne deshalb heute nur noch ein wissenschaftshistorischer Wert zuerkannt werden. Es charakterisiere einen wichtigen Abschnitt der Evolutionsforschung. Das Scheitern der mit dem Biogenetischen Grundgesetz verknüpften und auf dem phylogenetischen Homologieverständnis basierenden vergleichenden Morphologie fordere einen neuen methodischen Zugang zur systematischen Erfassung der biologischen Daten. Als Alternative wurde der Cladismus angesprochen, dem am Ende des Symposiums ein Referat gewidmet war.

Prof. Dr. Klaus SANDER, Entwicklungsphysiologe aus Freiburg, sprach sich dafür aus, daß zumindest im Stadium der Körpergrundgestalt (HAECKELS Pharyngulastadium) deskriptive Bezüge des Biogenetischen Grundgesetzes Gültigkeit behalten sollten. In diesem frühen ontogenetischen Abschnitt (beim Menschen anfangs der 4. Entwicklungswoche) zeigen fast alle Wirbeltiere – nach einer für die einzelnen Klassen recht unterschiedlichen Blastogenese, Gastrulation und Neurulation – einen ähnlichen embryonalen Körperbau. Dieser wird vor allem durch die gemeinsame Anlage einer Chorda dorsalis, der Pharyngealbögen und der Extremitätenknospen geprägt und repräsentiert besonders augenscheinlich homologe Strukturen und ihre phylogenetischen Verbindungen. Ein Indiz für das Vorliegen von Rekapitulation könnten, so SANDER, funktionelle Unsinnigkeiten sein, die sich auf molekulargenetischer Ebene nachweisen ließen. Im angesprochenen Stadium der Körpergrundgestalt agieren in Abhängigkeit von Raum- und Zeitkoordinaten homöotische Genkomplexe, die in wichtige Regulationskaskaden zur Festlegung der Merk-

malsausprägung entlang der rostrocaudalen (vom Kopf zum Schwanz) und dorsoventralen (vom Rücken zum Bauch) Körperachse eingeschlossen sind. In späteren Phasen sind diese Gene wieder aktiv, jedoch in anderen funktionellen Zusammenhängen. Die große Ähnlichkeit bestimmter Abschnitte (Homöodomänen) der homöotischen Gene bei den Wirbeltieren mit denen bei *Drosophila,* ihre Mehrfachverwendung im Verlauf der Ontogenese und das bei *Drosophila* beschriebene Phänomen einer doppelt negativen (und damit eigentlich sinnlos erscheinenden) Regulation sind u.a. für SANDER Hinweise auf das Vorliegen von Rekapitulationen genetischer Grundbausteine eines hypothetischen Urorganismus.

Die gegenwärtig forciert durchgeführte Erforschung der Hox-Gene wird manches Schlüsselproblem der morphogenetischen Zusammenhänge während der Ontogenese erhellen. Die Tatsache des Vorkommens dieser Genfamilien bei Insekten, Hemichordaten und Chordaten verlangt nach einem gemeinsamen Ursprung, der natürlich nur in der Evolution gesehen wird.

Im abschließenden Referat stellte der Direktor des Phyletischen Museums und des Zoologischen Institutes, Prof. Dr. FISCHER, Grundzüge des Cladismus zur Diskussion. Diese durch HENNIG 1950 begründete Systematik versteht sich als Alternative zur phylogenetischen, die bekanntlich durch die Homologieforschung bestimmt wird. Der Prozeß der Phylogenese umfaßt in HAECKELS Darstellungen im Grunde nur die Rekonstruktion der Entstehung der Typen, also den hypothetischen Verlauf auf hohem taxonomischen Niveau (Typogenese bei SCHINDEWOLF). Die Stammbaumrekonstruktionen vollzogen sich nur auf Ordnungs- oder Klassenebene und konnten deshalb niemals die Geschichte der gewordenen Arten auf niedriger taxonomischer Ebene widerspiegeln. Wie bereits von BREIDBACH kritisiert, so liegt auch für FISCHER dem Biogenetischen Grundgesetz und der phylogenetischen Systematik der gescheiterte Versuch zugrunde, anhand der Homologieforschung gleichzeitig das heutige Erscheinungsbild der Natur (Daten der Systematik, Paläontologie und Embryologie) zu ordnen und ihr geschichtliches Werden widerspruchsfrei nachzeichnen zu wollen. Wenn also zum Beispiel davon gesprochen wird, daß die embryonal auftretenden Pharyngealbögen der Säuger mit den Kiemen der Fische homolog sind, wird ein gewisser Grad der Ähnlichkeit dieser Strukturen erfaßt und ebenso ihre stammesgeschichtliche Verknüpfung postuliert. Während die graduelle Erfassung von Ähnlichkeiten entsprechend der festgelegten Kriterien wissenschaftlich nachvollziehbar ist, bleibt der mit dem Homologiebegriff verbundene historische Aspekt rein spekulativ. Die Erforschung der Natur als Ergebnis der Phylogenese, so FISCHER weiter, kann jedoch nur dann befriedigend gelingen, wenn beide Ebenen (d.h. das Sein im gegenwärtigen Raum und das Werden in der Zeit) ihrer Charakteristik entsprechend begrifflich getrennt und methodisch differenziert angegangen werden. Der Cladismus ist gegenwartsbezogen, arbeitet rein deskriptiv und wertet auf statistischer Grundlage. So wird versucht, durch eine breit angelegte Merkmalsanalyse, in der morphologische, ontogenetische und funktionelle Daten gleichberechtigt erfaßt werden, das heutige Bild der biologischen Welt systematisch zu erschließen. In Cladogrammen ordnet man mittels statistischer Verteilungs- und Parsimoniekriterien (Sparsamkeitskriterien, streng dichotome Anordnung) die Organismen entsprechend des vorliegenden Datenmaterials ein. Der Wert von Fossilien liegt nach FISCHER nicht mehr in der Klärung systematischer Fragen – die aus ihnen erfaßbare Datenmenge sei zu begrenzt –, sondern in der Möglichkeit einer zeitlichen Skalierung der Cladogramme, insofern ihr absolutes Alter bekannt ist. Die dabei entstehenden Systeme können als Beleg und wahrscheinliches Abbild der Phylogenese gewertet werden. Dies stelle aber bereits eine Interpretation von sekundärer Bedeutung dar, auch wenn sie die einzig denkbare für FISCHER ist. Die Aufgabe der Evolutionsbiologie (nicht des Cladismus) besteht in der wissenschaftlichen Beschreibung von Ursachengefügen, welche für das historische Werden von Organen, Organsystemen und Arten verantwortlich sind. Da der Cladismus begrifflich und methodisch unabhängig von dieser kausalen Analyse arbeitet, ist das Fehlen begründeter Evolutionsfaktoren im Gegensatz zur Homologieforschung kein Argument gegen seine Ergebnisse.

In der Diskussion mußte FISCHER einräumen, daß trotz aller vorgegebenen Objektivität die verbindenden Linien in den Cladogrammen zwischen den dichotom angeordneten Taxa nicht auf analysierten Daten beruhen können, sondern auch vermutete verwandtschaftliche Beziehungen in der Zeit darstellen. Ein vom historischen Aspekt des Werdens völlig unabhängiges Cladogramm ist eigentlich nur durch eine Punktverteilung in einem Koordinatensystem darstellbar.

Ein Grundtenor prägte das Symposium: Die Trennung von HAECKELS propagierter und in der biologischen Welt tief verwurzelten phylogenetischen Methodik (Biogenetisches Grundgesetz, Homologieforschung) ist unumgänglich. Echte Alternativen zu den verworfenen Ansichten kann der Cladismus nicht liefern. Dessen Systematik löst nicht das Kernproblem der Evolution (und will es auch nicht), nämlich wie und wodurch die Lebensvielfalt in der Zeit entstand. Und das wird an dem Ort resümiert, wo vor 130 Jahren Ernst HAECKEL den extra für ihn eingerichteten Lehrstuhl für Zoologie mit überschäumenden Enthusiasmus übernahm und von dem aus die Abstammungslehre Deutschland erfaßte.

*Henrik Ullrich*

# Die fehlenden Spiegelbilder

## Autokatalyse als Ursprung der natürlichen molekularen Händigkeit?

*Zusammenfassung:* **In der Natur kommt von zwei energiegleichen spiegelbildlichen Molekülen meist nur das eine vor. Wie, wann und weshalb ist die Entscheidung zugunsten dieses einen getroffen worden? Zwei gängige Hypothesen werden kurz angesprochen und eine neue Arbeit diskutiert, in der ein solches Molekül seine eigene Entstehung zu Ungunsten seines Spiegelbilds katalysierte. Gibt es nun doch einen chemisch sinnvollen Mechanismus, der für das Verschwinden der Spiegelbilder gesorgt hat?**

**Einleitung.** Die Herkunft der chiralen Homogenität in der Natur ist eines der großen ungeklärten Rätsel der Wissenschaft. Leben, wie wir es kennen, ist nicht denkbar ohne die Tatsache, daß von zwei energiegleichen spiegelbildlichen Molekülen nur das eine in bestimmten natürlichen Funktionsbereichen vorkommt. Die Wirkungsweise von Enzymen, molekulare Erkennung (z.B. im Immunsystem) und viele andere Prozesse würden ohne eine genau definierte räumliche Struktur der interagierenden Teilchen nicht funktionieren. Beispielsweise sind Aminosäuren, Monosaccharide und Ribose die Bausteine der Eiweiße, Kohlenhydrate, und Nukleinsäuren. Diese Bausteine sind chiral, d.h. sie sind nicht-kongruent mit ihrem Spiegelbild (Bsp. s. Abb. 1).

So ähnlich sich „Original" und Spiegelbild auch sind – sie können sich gegenseitig nicht ersetzen. Eine Diät, die statt L- nur D-Aminosäuren enthielte, würde rasch zum Tode führen.

**Modelle zur Erklärung des Ursprungs der Händigkeit.** Es sind verschiedene Modelle vorgeschlagen worden, die erklären sollen, woher die in der Natur beobachtete Bevorzugung des *einen* Enantiomeren stammt. Als Enantiomere bezeichnet man solche Moleküle, die sich wie Bild und Spiegelbild verhalten, ohne deckungsgleich zu sein. Eine 1:1-Mischung zweier Enantiomere nennt man Razemat. Da Enantiomere energiegleich sind, kann die Erklärung für dieses Phänomen nicht trivial sein. Es soll an dieser Stelle nicht ausführlich auf die verschiedenen Erklärungshypothesen eingegangen werden. Eine maßgebliche neuere Übersicht gibt Bonner 1988. Im wesentlichen fallen die Hypothesen in zwei Kategorien. Die eine postuliert, daß Enantiomere aufgrund der Paritätsverletzung einen winzig kleinen Energieunterschied aufweisen (ca. $2 \cdot 10^{-17}$ kJ/mol für Aminosäuren), der irgendwie zum Symmetriebruch geführt hat, also zur Bildung nur des einen Enantiomeren. Mason 1984 gibt hierzu eine Übersicht.

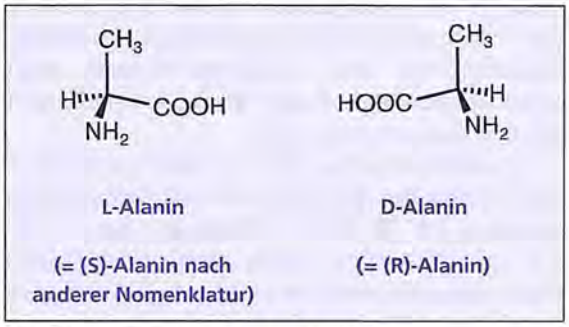



*Abb. 1: Die Enantiomere einer Aminosäure.*

**Asymmetrische Autokatalyse.** Die andere Kategorie der Hypothesen rechnet mit „spontanen Symmetriebrüchen", also mit dem Zufall. Kleine Schwankungen in der Zusammensetzung von Razematen bringen das anfängliche Gleichgewicht zum Kippen, und es kommt zur Entstehung nur des einen Enantiomeren. Als erster hat Frank 1953 ein Modell vorgeschlagen, in dem eine Substanz ihre eigene Produktion katalysiert und die Produktion ihres Enantiomeren zurückdrängt. Abb. 2 skizziert dieses Modell, das auch von anderen formuliert wurde - s. dazu die Zusammenfassung bei Bonner 1988, S. 5-7.

Da zwar das eine Enantiomer in diesem Modell seine eigene Bildung fördert, das gleiche aber umgekehrt für das andere Enantiomer gilt, sind komplizierte mathematische Modelle entworfen worden, um die Autokatalyse-Hypothesen zu retten. Diese Modelle blieben aber nicht unwidersprochen. Fajszi & Czege (1981) haben ebenso plausible Modelle vorgestellt, die *nicht* eine Verstärkung eines kleinen Ungleichgewichts vorhersagen, sondern im Gegenteil dessen spontanes Verschwinden. Abb. 3 stellt die beiden Möglichkeiten stark

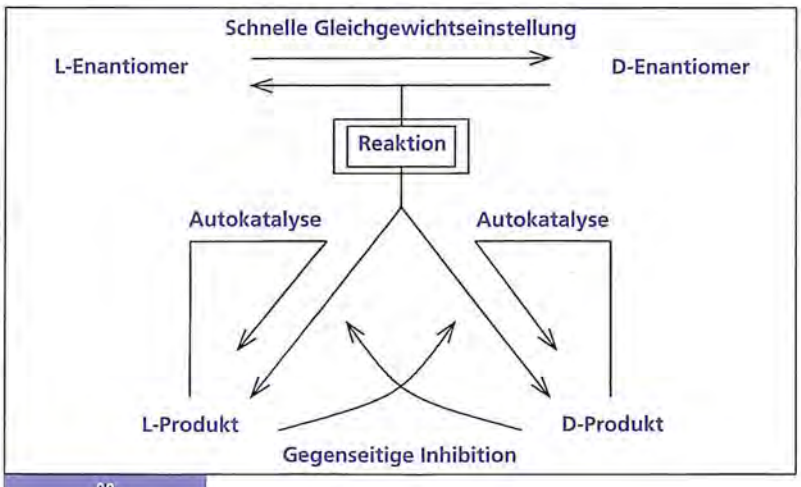



*Abb. 2: Stereospezifische Autokatalyse (modifiziert nach Bonner 1988).*



Stud. Int. J. 3 (1996), 82 – 86

## Glossar

**Chirale Homogenität:** Chiralität (chiral) ist von dem griechischen Wort für „Hand" abgeleitet. KELVIN prägte 1904 diesen Begriff für die Erscheinung, daß bestimmte Objekte mit ihrem Spiegelbild nicht deckungsgleich (kongruent) sind; Beispiel: linke und rechte Hand. Das Phänomen tritt auch bei vielen Molekülen auf (→ Enantiomere). Auffälligerweise ist es in der Natur bei chiralen Molekülen so, daß sie chiral homogen vorkommen, d.h. in einem bestimmten Funktionsbereich trifft man meist ausschließlich das eine Enantiomer an. Beispiel: Die Proteine lebender Organismen sind ausschließlich aus L-Aminosäuren aufgebaut. Ihre Spiegelbilder, die D-Aminosäuren, kommen zwar z.T. auch in der Natur vor, aber sehr selten. Wo sie vorkommen, erfüllen sie einen bestimmten Zweck (z.B. in der bakteriellen Zellwand) und sind ihrerseits nicht gegen L-Aminosäuren austauschbar.

**Enantiomere:** Von griech. enantion = Gegenteil abgeleitete Bezeichnung für Moleküle, die sich zueinander wie Objekt und Spiegelbild verhalten und nicht deckungsgleich (kongruent) sind. Chirale Moleküle weisen diese Eigenschaft auf. Sie zeigen unterschiedliches chemisches Verhalten gegenüber anderen chiralen Molekülen, nicht jedoch gegenüber achiralen Reaktionspartnern. Veranschaulichung: Bei einem Ring (achiral) ist es gleich, ob man ihn an den Finger einen linken oder rechten Hand steckt (abgesehen von Detailunterschieden – rechte Hand bei Rechtshändern etwas größer etc.). Aber bei einem Handschuh (chiral) macht es einen Unterschied, ob man ihn mit einer linken oder rechten Hand „reagieren" läßt.
Zur Bezeichnung von Enantiomeren existieren zwei Nomenklatursysteme. Die Fischer-Projektion mit den Deskriptoren L und D für ein Enantiomeres und sein Spiegelbild wurde von dem Zucker-Chemiker E. FISCHER ca. 1890 konzipiert. Das neuere System von CAHN, INGOLD & PRELOG („CIP") bezieht sich auf asymmetrisch substituierte Atome, die die Deskriptoren R oder S erhalten. Ein Atom ist asymmetrisch substituiert, wenn es vier verschiedene Substituenten trägt. Das ist häufig – aber nicht immer und nicht notwendig – der Grund dafür, daß ein Molekül chiral ist. Einzelheiten können hier nicht erklärt werden (s. z.B. ELIEL 1994 oder Lehrbücher der organischen Chemie). Fischer- und CIP-Deskriptoren korrespondieren nicht miteinander, da sie sich auf verschiedene Dinge beziehen (ganze Moleküle bzw. einzelne Atome).

**Energiediagramm:** Siehe Abb. 3. Oft wählt man zur Beschreibung der energetischen Verhältnisse bei einer chemischen Reaktion die Darstellung ihres Energiediagramms (= Energieprofils). Trägt man die (freie) Enthalpie entlang der Reaktionskoordinate (des Reaktionsweges) auf, der Edukte und Produkte über einen Übergangszustand verbindet, werden mehrere geometrische Parameter gleichzeitig berücksichtigt (z.B. Kernabstände und Bindungswinkel). So erhält man eine Energie(hyper)fläche mit Tälern, Sattelpunkten und Spitzen. Der „ideale Reaktionsweg" durch ein solches Gebirge ist der mit minimalem Energieaufwand begehbare und erscheint im Querschnitt als parabelähnliche Kurvenschar.

**Konfiguration:** Darunter versteht man die räumliche Anordnung eines Moleküls ohne Berücksichtigung der verschiedenen Atomanordnungen, die sich voneinander nur durch Rotationen um Einfachbindungen unterscheiden.

**Parität:** Das Paritätsprinzip sagt aus, daß die Naturgesetze gegenüber räumlicher Spiegelung invariant sind. Daher kann prinzipiell erstens jeder Prozeß, der in der Natur stattfindet, auch spiegelbildlich ablaufen, und ist zweitens das Spiegelbild irgendeines natürlichen Objekts ein ebenfalls existenzfähiges Objekt. Nun wurde gefunden, daß das Paritätsprinzip bei bestimmten schwachen Wechselwirkungen auf atomarer Ebene nicht gilt, z.B. beim β-Zerfall. Daraus wurden Folgerungen für chemische und biologische Prozesse einschließlich des Ursprungs der natürlichen Händigkeit abgeleitet. U.a. wird aus einem (sehr geringen) Energieunterschied von Enantiomeren gefolgert und postuliert, daß dieser Energieunterschied die molekulare Welt schließlich zu der heute gefundenen Händigkeit gezogen hat. Zu Einzelheiten muß hier auf die Literatur verwiesen werden (BONNER 1988, MASON 1984).

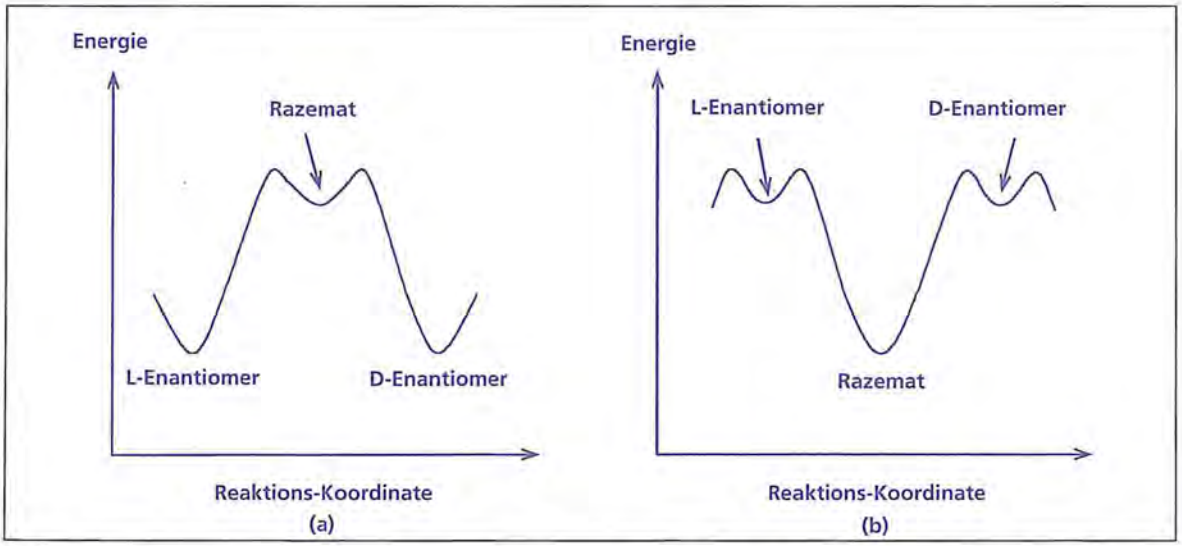



*Abb. 3: Varianten für das Energiediagramm eines Symmetriebruches.*

schematisiert gegenüber: (a) Das Razemat ist insgesamt *in einer natürlichen Reaktionsumgebung*, sozusagen auf einem Energieberg, und eine kleine Fluktuation kann dazu führen, daß das eine oder das andere Enantiomer entsteht. (b) Das Razemat korrespondiert mit einem globalen Energieminimum, kleine Fluktuationen können keine Anreicherung eines Enantiomeren herbeiführen; im Gegenteil: reine Enantiomere sind thermodynamisch in einer natürlichen Reaktionsumgebung gegenüber dem Razemat benachteiligt und bewegen sich wieder auf das Razemat zu. Das geschieht schnell oder lang-

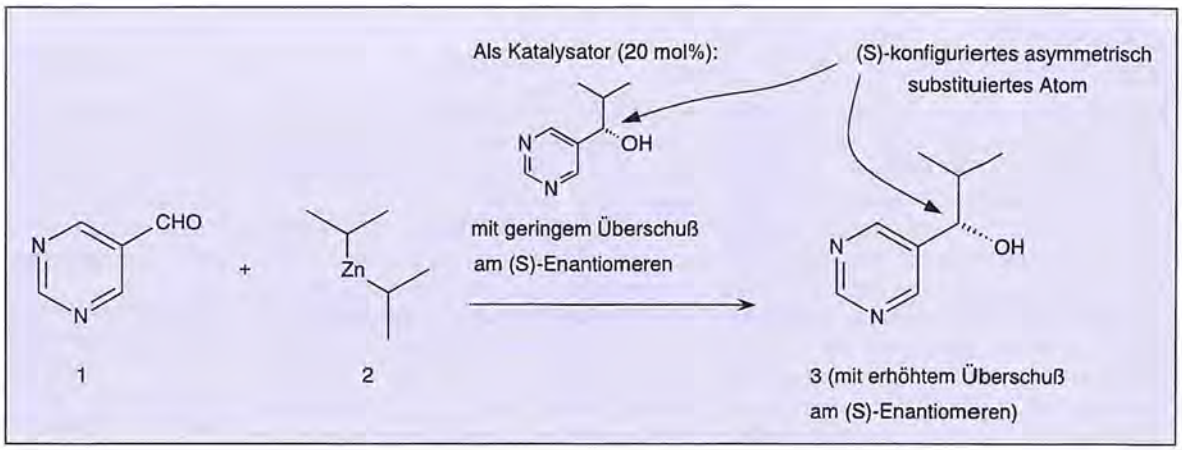



*Abb. 4: Reaktionsschema für den diskutierten Nature-Artikel.*

sam, je nach chemischer Konfigurations-Stabilität.

**Experimentelle Befunde.** Welche Aussagen erlauben die gegenwärtigen experimentellen Befunde? Gemäß dem Schema in Abb. 2 sind Stoffe zu untersuchen, die relativ leicht mit ihrem Enantiomer ins Gleichgewicht gebracht werden können. (Für konfigurativ stabile Moleküle haben diese Modelle keine Aussagekraft.) Allgemein bekannt ist beispielsweise, daß Aminosäuren insbesondere in der Peptidbindung relativ schnell razemisieren. In lebenden Organismen sind Abbau und Neubildung von Proteinen so rasch, daß dies dort keine Rolle spielt. Aber außerhalb lebender Organismen ist die spontane Aminosäure-Razemisierung eins von vielen Beispielen für Variante (b) in Abb. 3, die experimentell vielfach belegt ist (Eliel & Wilen 1994, besonders S. 436-440).

Seit vielen Jahren wird nach chemischen Reaktionen gemäß Variante (a) in Abb. 3 gesucht. Vor kurzem erschien eine Arbeit, die ein entsprechendes Beispiel vorstellt. Sie soll kurz zusammengefaßt und kritisch gewürdigt werden (Soai et al. 1995).

Die Arbeit beschreibt eine metallorganische Reaktion. Diisopropylzink **2** wurde an Pyrimidin-5-carbaldehyd **1** addiert, und nach Aufarbeitung wurde 2-Methyl-1-(5-pyrimidyl)propan-1-ol **3** isoliert (Abb. 4).

Der Reaktionstyp als solcher ist lange bekannt. Das Produkt enthält ein asymmetrisch substituiertes Kohlenstoffatom und bildet deshalb zwei Enantiomere, die bei dieser Reaktion normalerweise im Verhältnis 1:1 entstehen. Die Autoren setzten der Reaktionsmischung nun zu Anfang etwas von dem *Produkt* zu, und zwar nicht als Razemat, sondern mit 2% oder 5% Überschuß des *(S)*-Enantiomeren. Dies führte dazu, daß nicht ein Razemat entstand, sondern ein Produkt mit einem Enantiomerenüberschuß (*ee*, enantiomeric excess) von 10% oder 39% zugunsten des *(S)*-Enantiomeren. Das isolierte Produkt mit erhöhtem *(S)*-Anteil wurde einem weiteren Reaktionszyklus zugesetzt, was in einem Überschuß von 76% des *(S)*-Enantiomeren resultierte. Der dritte Durchgang erbrachte bei analogem Vorgehen ein *ee* von 85%. Ein vierter Durchgang steigerte den Anteil des (S)-Enantiomeren nicht mehr. Entsprechende Ergebnisse wurden mit einem anfänglichen 10%igen Überschuß des *(R)*-Enantiomeren erhalten. Abschließend geben die Autoren der Vermutung Ausdruck, daß diese Reaktion ein Beispiel für Franks Modell (Abb. 2) sein könnte. Da jedoch der Mechanismus, der zur von ihnen beobachteten Enantiomeren-Anreicherung führt, nicht bekannt ist, wollen sie hier keine klare Aussage machen.

**Diskussion.** Die Befunde haben eine gewisse Tragweite, da sie von den Autoren in der Einleitung als Beweis für einen spontanen Symmetriebruch im Zuge einer chemischen Reaktion herangezogen werden. Soai et al. meinen: „This process provides a mechanism by which a small initial imbalance in chirality can become overwhelming." Andererseits schreiben die Autoren am Ende ihres Artikels, daß sie den chemischen Mechanismus nicht kennen, der ihren Ergebnissen zugrunde liegt. Vom praktisch-chemischen Standpunkt besteht der Mechanismus, nach dem der Enantiomerenüberschuß hergestellt wurde, in der Methodik der Autoren. Sie haben zunächst das Reaktionsprodukt mit einem Überschuß des einen oder anderen Enantiomeren hergestellt. Sodann wurde in einem diskontinuierlichen Verfahren dafür gesorgt, daß der sich vergrößernde Enantiomerenüberschuß *konserviert* wurde; denn die Autoren haben immer als Zwischenschritt das Produkt isoliert und gereinigt. Das entspricht nicht dem Frankschen Modell (und anderen) eines *sich kontinuierlich* selbst amplifizierenden Enantiomerenüberschusses. Die Befunde können auch die eingangs erwähnten Bedenken gegen das Konzept der zufälligen autokatalytischen Chiralitäts-Amplifizierung nicht zerstreuen. Zwar wurde der detaillierte chemische Mechanismus nicht aufgeklärt, dennoch ist die Reaktion eindeutig ein Beispiel für *chirale Katalyse*. Das bedeutet: setzt man einer Reaktion, in deren Verlauf Enantiomere entstehen werden, eine bestimmte chirale Substanz zu, so katalysiert letztere die bevorzugte

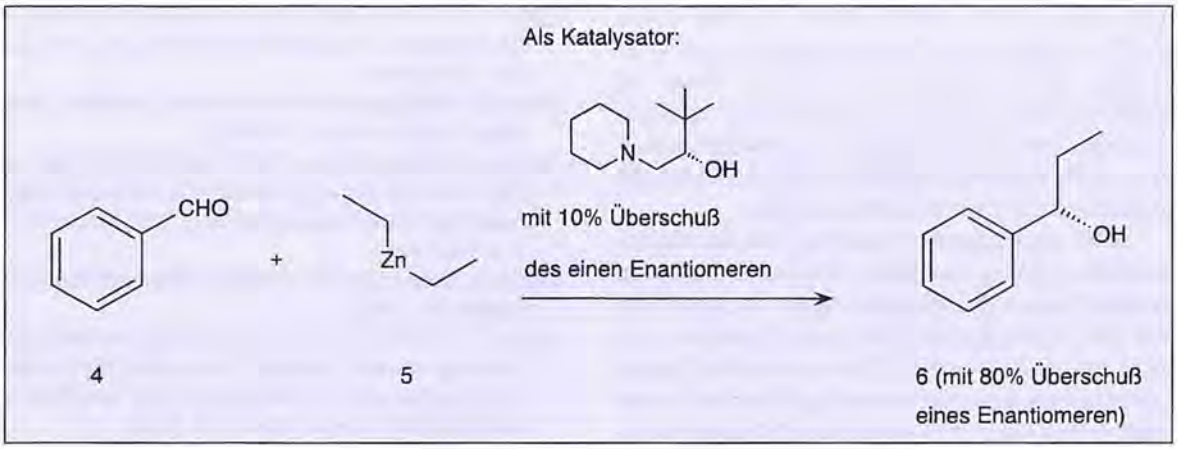



*Abb. 5: Chirale Katalyse (Oguni et al. 1988).*

Entstehung eines der beiden möglichen Enantiomeren. Der Begriff „Autokatalyse", den Soai et al. verwenden, beinhaltet also nicht prinzipiell Neues. Inzwischen gibt es eine unüberschaubare Anzahl von Reaktionen, bei denen einige wenige Prozente einer chiralen Substanz – wie es auch in der vorliegenden Arbeit geschah – zur Entstehung eines Überschusses eines Enantiomeren führen (s. Eliel & Wilen 1994, Kap. 12).

Geradezu frappierend ist die Ähnlichkeit der besprochenen Reaktionssequenz mit Ergebnissen, die in einer älteren Arbeit von Oguni et al. (1988) veröffentlicht wurden (Abb. 5).

> Weder die Chemikalien noch der metallorganische Prozeß korrespondieren mit Vermutungen über den Aufbau der Uratmosphäre unseres Planeten.

Die Reaktion des Aldehyds **4** mit Diethylzink **5** führt zum Alkanol 6; der zugesetzte chirale Katalysator hatte nur eine geringe Enantiomerenreinheit von 10%. Dennoch entstand das Produkt in 80% Enantiomerenreinheit. Vorgehen und Ergebnis dieser Arbeit entsprechen dem Artikel von Soai et al. Kitamura et al. (1989) und Noyori & Kitamura (1991) haben gezeigt, daß „dieser ungewöhnliche nichtlineare Effekt darauf zurückgeführt werden kann, daß sich die diastereomeren ... zweikernigen Komplexe aus Dialkylzinkverbindung und dem Hilfsstoff [dem Katalysator in Abb. 5] in ihren chemischen Eigenschaften stark unterscheiden" (Noyori et al. 1991). Die Überlegungen von Wynberg (1989) und Wynberg & Feringa (1989) zu diesen zinkorganischen Reaktionen weisen in die gleiche Richtung: Der Überschuß des einen Enantiomeren muß so groß sein, daß sich eine ausreichende Menge des diastereomeren, katalytischen Komplexes bilden kann, der die bevorzugte Bildung des einen Produkt-Enantiomeren verursacht.

Etwas wirklich Neues wird in dem Artikel von Soai et al. also eigentlich nicht berichtet. Es ist zweifellos ein interessanter chemischer Befund, daß hier jedes Enantiomer seine eigene Entstehung zu katalysieren scheint. Aber für die ursprüngliche „Entscheidung des Lebes" zugunsten bestimmter Enantiomere muß die Autokatalyse nicht von chiraler Katalyse allgemein (durch eine kleine Menge einer anderen chiralen Substanz) unterschieden werden. Womöglich wird „Autokatalyse" dann zu einem Zauberwort und verdeckt das eigentliche Problem. Und das lautet: Konnte *zufällig* ein kleiner Überschuß irgendeines Enantiomeren entstehen, der dann – als chiraler Katalysator, sozusagen als Auslöser/Trigger – die gesamte Molekülwelt in eine bestimmte stereochemische Richtung gezogen hat? Experimentelle Ergebnisse und mathematische Modelle beantworten diese Frage gegenwärtig mit „nein". Die Relevanz der Experimente im Hinblick auf die ursprüngliche Entstehung des Lebens ist mit weiteren Fragezeichen zu versehen. Zum einen steht die Reaktion als solche in keinem Bezug zu diskutierten Ursuppen-Modellen. Weder die Chemikalien noch der metallorganische Prozeß korrespondieren mit Vermutungen über den Aufbau der

> Nur unter der Bedingung einer intelligenten Versuchsplanung gelingt es, Stereoinformationen neu zu erzeugen.

Uratmosphäre unseres Planeten. Zum anderen können 2-5% initialer Enantiomerenüberschuß – wie sie für das Gelingen der beschriebenen Experimente mindestens nötig waren – keinesfalls durch statistische Fluktuationen entstehen. Sehr optimistische Berechnungen ergaben evtl. mögliche Fluktuationen von ±0.02% (Bonner 1988). Auch diese Überlegung kann natürlich nicht begründen, warum eine Zufallsfluktuation und -amplifikation an einer Stelle nicht durch einen gleich wahrscheinlichen Prozeß an anderer Stelle in die andere Rich-

tung aufgehoben würde; denn die genannten ±0.02% wurden unter Zugrundelegung eines sehr kleinen Molekülkollektivs berechnet. Wenn an einem solchen winzigen „Reaktionspunkt" tatsächlich eine Drift in die eine Richtung stattfinden sollte, so wird statistisch an einem anderen Punkt die Reaktion in die andere Richtung driften.

Es sei ausdrücklich wiederholt, daß die experimentelle Evidenz der überwältigenden Mehrzahl entsprechender Reaktionen für eine natürliche Drift von den reinen Enantiomeren zum Razemat - und nicht umgekehrt - spricht. Nur unter den Bedingungen einer intelligenten Versuchsplanung mit einem geschickten Operator – wie in dem diskutierten Beispiel – gelingt es, Stereoinformation neu zu erzeugen.

*Peter Imming*

## Literatur


BONNER WA (1988) Origins of chiral homogeneity in nature. Top. Stereochem. *18,* 1-96.

ELIEL EL & WILEN SH (1995) Stereochemistry of Organic Compounds. New York: John Wiley1994.

FAJSZI C & CZEGE J (1981) Critical evaluation of mathematical models for the amplification of chirality. Origins Life *11,* 143-162.

FRANK FC (1953) Spontaneous asymmetric synthesis. Biochim. biophys. Acta *11,* 459-463.

KITAMURA M, OKADA S, SUGA S & NOYORI R (1989) Enantioselective addition of dialkylzincs to aldehydes promoted by chiral amino alcohols. J. Am. Chem. Soc. *111,* 4028-4036.

MASON SF (1984) Origins of biomolecular handedness. Nature *311,* 19-23.

NOYORI R & KITAMURA M (1991) Enantioselektive Addition von Organometallreagentien an Carbonylverbindungen: Übertragung, Vervielfältigung und Verstärkung der Chiralität. Angew. Chem. *103,* 34-55.

OGUNI N, MATSUDA Y & KANEKO T (1988) Asymmetric amplifying phenomena in enantioselective addition of diethylzinc to benzaldehyde. J. Am. Chem. Soc. *110,* 7877-8.

SOAI K, SHIBATAT, MORIOKA H & CHOJY K (1995) Asymmetric autocatalysis and amplification of enantiomeric excess of a chiral molecule. Nature *378,* 767-8.

WYNBERG H (1989) Autocatalysis – the next generation of asymmetric syntheses? Chimia *43,* 150-152.

WYNBERG H & FERINGA B (1989) Asymmetric amplifying phenomena in enantioselective addition of diethylzinc to benzaldehyde. Chemtracts: Org. Chem. *2,* 113-115.


# Fossile DNA = alte DNA ?

Fossile (lat.; ausgegraben) DNA wird in der angelsächsischen Fachliteratur oft als „ancient" (alt, antik, uralt) DNA bezeichnet. Wir benützen hier bewußt den Begriff „fossile" DNA, weil damit zum Ausdruck gebracht wird, daß diese DNA aus Fossilien, also ausgegrabenen Überresten von Lebewesen, isoliert worden ist. Der Begriff „ancient" DNA ist insofern suggestiv, als er ein hohes Alter impliziert. Das Alter fossiler DNA kann jedoch nicht direkt gemessen oder bestimmt werden, sondern ist nur indirekt zu ermitteln und soll unter anderem Diskussionsgegenstand dieses Beitrags sein.

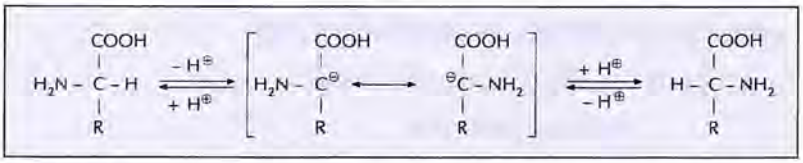



*Abb. 1: Schematische Darstellung der Razemisierung von Aminosäuren (R = Rest)*

POINAR et al. (1996) haben jetzt eine Methode vorgestellt, mit der getestet werden kann, ob fossile DNA mit hoher Wahrscheinlichkeit vom fossilisierten Lebewesen stammt, oder ob das Fossil mit sehr viel jüngerer bzw. rezenter DNA infiziert worden ist (z.B. durch Mikroorganismen, Pilze, ...).

Die Zusammenhänge, auf welchen der Test basiert, werden im Folgenden kurz skizziert. Die Proben, aus welchen DNA isoliert werden konnte, enthalten auch Eiweißreste. Proteine sind aus 20 verschiedenen Aminosäuren aufgebaut. Aminosäuren kommen aufgrund ihrer räumlichen Struktur in zwei, sich zueinander wie Spiegelbilder (vgl.: linke und rechte Hand) verhaltenden Varianten vor (Ausnahme: Glycin; nur eine Form). In Proteinen finden wir aber nur jeweils eine der beiden möglichen Formen und zwar bei allen proteinogenen Aminosäuren die L-Enantiomeren und – bis auf wenige Ausnahmen – nicht die D-Formen. Bei einer chemischen Synthese von Aminosäuren entsteht, solange man keine restriktiven Maßnahmen ergreift, z.B. indem man Strukturinformationen vorgibt, ein 1:1-Gemisch von D- und L-Aminosäuren (vgl. den Beitrag von P. IMMING in dieser Ausgabe). Dasselbe geschieht, wenn ein Organismus stirbt und seine Proteine nicht mehr durch einen aktiven Stoffwechsel aufgebaut werden. Die Aminosäuren dieser Proteine gehen in einem Prozeß, der Razemisierung genannt wird (s. Abb. 1), von der L-Form in ein Gemisch aus D- und L-Enantiomeren über.

Die Reaktionsgeschwindigkeit der Razemisierung ist für die verschiedenen Aminosäuren unterschiedlich und abhängig von der Anwesenheit von Wasser und Metallionen, sowie von Temperatur, pH-Wert, etc.

Dem zur Diskussion stehenden Test liegen experimentelle Untersuchungen von BADA zugrunde (BADA 1985, BADA et al. 1994), die gezeigt haben, daß die Razemisierung der Aminosäure Asparaginsäure, im Vergleich mit den anderen 19 proteinogenen

Aminosäuren am schnellsten abläuft. Von entscheidender Bedeutung ist, daß die Razemisierung in Bezug auf die Geschwindigkeitskonstante, die Aktivierungsenergie bei neutralem pH-Wert (pH: 7-8) über einen weiten Temperaturbereich mit der Purinabspaltung aus DNA-Strängen (Abb. 2), und die damit verbundene Fragmentierung der DNA-Stränge vergleichbar ist. Die Depurinierung wird nämlich als die Hauptursache für den Abbau von fossiler DNA betrachtet. Im Experiment konnte eine Beziehung zwischen Razemisierungsgrad und der zu erwartenden DNA-Kettenlänge gezeigt werden. Hydrolysiert man Gewebeproben in Salzsäure (0,01 bis 0,5 g Gewebeprobe in 6 N HCl, 24 Stunden bei 100°C), so ergibt sich für die Asparaginsäure ein D/L-Verhältnis von 0,05. Dies korreliert mit einer Kettenlänge der DNA von 140 - 340 Basenpaaren. Bei einem D/L-Verhältnis von mehr als 0,08 konnte keine DNA mehr nachgewiesen werden.

Untersuchungen an Fossilien zeigen, daß Proben abhängig von den klimatischen Bedingungen unterschiedliche Erhaltung von DNA-Strängen aufweisen. In Klimazonen wie z.B. in Ägypten (Mumien) scheinen nachweisbare DNA-Fragmente wenige tausend Jahre überstehen zu können, in kälteren wie z.B. in Sibirien oder der Antarktis können solche Strukturen den vorliegenden Ergebnissen zufolge einen Zeitraum der Größenordnung von zehntausend Jahren überdauern.

Der Test wurde auch auf auffällig alte Fossilien angewendet, von welchen bereits positive Ergebnisse aus Untersuchungen fossiler DNA veröffentlicht worden waren. So lag der Razemisierungsgrad für Dinosaurierknochen (vgl. BINDER 1995) bei D/L = 0,21, was schon früher geäußerte Kritik bzw. Vermutungen von Artefakten zu bestätigen scheint.

Auch Proben der Fundstelle Clarkia, Idaho (GOLENBERG et al. 1990) wurden untersucht. Von dort waren Fragmente von Chloroplasten-DNA aus ca. 17 Millionen Jahre alten Magnolienblättern beschrieben worden. Die Analysen von Asparaginsäure waren aufgrund der geringen Menge nicht aussagekräftig, der Razemisierungsgrad anderer Aminosäuren (Alanin D/L > 0,15) bestärkte jedoch bereits früher geäußerte Zweifel an der Interpretation der Ergebnisse. Ungeklärt bleibt allerdings die auffallende Ähnlichkeit der veröffentlichten Sequenz des fossilen Chloroplasten-DNA-Fragments mit rezenter Magnolien-Chloroplasten-DNA.

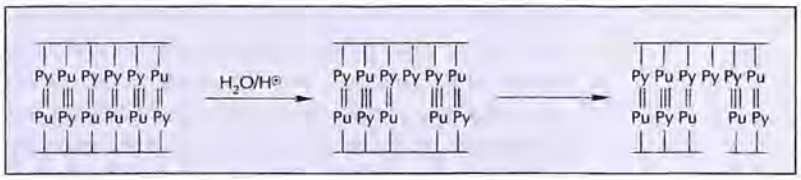



*Abb. 2: Schematische Darstellung einer Depurinisierung mit nachfolgendem Strangbruch. Py = Pyrimidinbasen: Cytosin, Thymin, Uracil, Pu = Purinbasen: Adenin, Guanin.*

Einzig bei Fossilien, die in Bernstein eingeschlossen erhalten sind, konnten auch bei Proben, denen aufgrund der Fundsituation ein hohes Alter zugesprochen wird (untersucht wurden Proben mit einem Alter bis zu 35 Millionen Jahren) für Asparaginsäure D/L-Verhältnisse von 0,08 und kleiner gemessen werden. Experimentelle Untersuchungen, die die Mechanismen der außerordentlich guten Konservierungseigenschaften von Bernstein zum Gegenstand hätten, sind bisher nicht beschrieben worden und so ist dieses Phänomen gegenwärtig Gegenstand von Wunschträumen oder Spekulationen.

*Harald Binder*

## Literatur


BADA JL (1985) Racemization of amino acids. In: BARRETT GC (ed) Chemistry and biochemistry of the amino acids. London, Chapman and Hall, pp. 399-414.

BADA JL, WAN XS, POINAR HN, PÄÄBO S, POINAR GO (1994) Amino acid racemization in amber-entzombed insects: Implications for DNA preservation. Geochim. Cosmochim. Acta *58*, 3131-3135.

BINDER H (1995) DNA aus fossilen Dinosaurierknochen? Stud. Int. J. *2*, 85-86.

GOLENBERG EM, GIANASSI DE, CLEGG MT, SMILEY CJ, DURBIN M, HENDERSON D & ZURAWSKI G (1990) Chloroplast DNA sequence from a Miocene Magnolia species. Nature *344*, 656-658.

IMMING P (1996) Die fehlenden Spiegelbilder. Stud. Int. J. *3*, 82-86.

POINAR HN, HÖSS M, BADA JL & PÄÄBO S (1996) Amino acid racemization and the preservation of ancient DNA. Science *272*, 864-866.


# Neues Antlitz für die Venus

Nachdem Radarmessungen der Raumsonde „Magellan" die Oberfläche der Venus enthüllt hatten, erlebten die Forscher eine ziemliche Überraschung. Durch Vergleich der Einschlagskraterdichte und -struktur mit jenen der chemisch mit der Venus verwandten übrigen Planeten und Monde unseres Sonnensystems, zu denen auch die Erde gehört, bestimmten sie das Alter der Eruptivgesteine, die von den Weltraumprojektilen getroffen wurden. Sie stellten fest, daß praktisch alle magmatischen Gesteine an der Venusoberfläche vor etwa 500 Ma (Millionen Jahren) und in einer Zeitspanne von 40 bis 100 Ma gebildet wurden. Die Ursache dieser vergleichsweise schnellen Krustenneubildung wurde in den letzten Jahren kontrovers diskutiert. Nun hat sich auch Stuart A. WEINSTEIN, ein

Mitbegründer der sogenannten Avalanche-Theorie, in die Diskussion eingeschaltet (Avalanche, franz./engl. Lawine). Die Avalanche-Theorie ist eine erst seit kurzem eingeführte Erweiterung der Plattentektoniktheorie zur Erklärung der Vorgänge im Erdinnern. Als die Plattentektonik sich in den Sechzigerjahren durchsetzte, fanden die Wissenschaftler sofort auch einen Motor dazu: Die Konvektion des Erdmantels, also der Wärmeaustausch zwischen Erdinnerem und der Oberfläche durch Auf- und Abwärtsströmungen. Kaltes, schweres Lithosphärengestein sinkt an den Subduktionszonen in den Mantel, während warmes, teilweise geschmolzenes und deshalb leichteres Mantelgestein an den Mittelozeanischen Rücken aufsteigt. Die Avalanche-Theorie besagt nun, daß ein erheblicher Teil der Konvektionsströmung stoßweise erfolgt. Damit ist folgender Prozeß gemeint: An einer sogenannten endothermen Phasengrenze (wärmekonsumierend, vergleichbar mit dem Übergang von der Eisphase zur Wasserphase) in ca. 670 km Tiefe stauen sich die abtauchenden (subduzierenden) ozeanischen Lithosphärengesteine solange, bis die Potentialbarriere durch das Gewicht des nachrückenden Gesteins durchbrochen wird und alles oder ein Teil des gestauten Materials sich lawinenartig in den unteren Mantel entleert. Während man sich in bezug auf die Erde noch über die Auswirkungen an der Oberfläche Gedanken macht, glaubt WEINSTEIN, in dieser Form der Konvektion die Lösung des Venus-Rätsels gefunden zu haben.

Venus weist keine Plattentektonik auf, oder, anders ausgedrückt: Die Venus-Lithosphäre besteht aus einer einzigen Platte, die wahrscheinlich sehr starr ist. Eine Subduktion dieser Oberflächenschicht ist normalerweise nicht zu erwarten, so daß sich an der Phasengrenze, die, ähnlich wie im Erdinneren, auch im Venusinneren vermutet wird, nicht Lithosphärenmaterial, sondern Material des darunterliegenden, an der Konvektion beteiligten Venusmantels staut und entleert. Von der Erde her weiß man auch, daß besonders die Lithosphäre eine extrem nichtlineare Abhängigkeit der Fließbewegung von der Scherspannung aufweist und zwar derart, daß mit zunehmender Spannung die Geschwindigkeit des Materialflusses überproportional steigt. Diese Nichtlinearität scheint eine schnelle Mobilisierung der Lithosphäre zu begünstigen. WEINSTEIN untersuchte mittels Computer-Simulation ein vereinfachtes 2-dimensionales Kastenmodell, um seine Vermutung zu testen: Das 2856 km dicke „Gesteinspaket" im Kasten (ungefähre Dicke von Erdkruste plus -mantel) teilte er in eine untere Schicht von 2800 km mit Newton-Rheologie (Fließgeschwindigkeit proportional zur Scherspannung) und eine darüberliegende 56 km dicke Schicht mit einer spezifischen Nicht-Newton-Rheologie (nichtlinearer Zusammenhang zwischen Fließgeschwindigkeit und Scherspannung). Er baute im oberen Bereich der unteren Schicht einen endothermen Phasenübergang ein und berechnete den zeitlichen Verlauf der Strömungen und der Temperatur bei erdähnlichen Bedingungen. War die Anfangssteifigkeit der Nicht-Newton-Schicht hoch genug, so erhielt er tatsächlich das erwartete Verhalten: Während eines kurzen Avalanche-Ereignisses (d.h. ein einzelner Durchbruch an der Phasengrenze) wurde die Lithosphärenplatte durch die darunter ablaufenden schnellen Materialverschiebungen angeregt und mobilisiert. Es ergaben sich hohe Fließgeschwindigkeiten innerhalb der Lithosphäre. Zwischen den Ereignissen geschah nichts. Rechnete WEINSTEIN mit Newton-Rheologie in beiden Schichten, so kam während eines Durchbruchs nur eine bescheidene Anregung der Lithosphäre zustande (Durchschnittsgeschwindigkeit weniger als 5% des Nicht-Newton-Falles). WEINSTEIN glaubt nun, daß der Austausch der Venusoberfläche, genau wie in der Simulation mit Nicht-Newton-Rheologie, während eines Avalanche-Ereignisses stattfand. Die letzten ungefähr 400 Ma blieb die Kruste ruhig, weil offenbar keine oder nur noch energieärmere Durchbrüche die Wurzeln der Lithosphäre „zum Erzittern" brachten.

Kommentar: Könnte Ähnliches auch auf der Erde geschehen sein? Neuere Arbeiten anderer Autoren scheinen gemäß WEINSTEIN darauf hinzudeuten, daß die besonderen Bedingungen der Plattentektonik die Intensität von Avalanche-Ereignissen abschwächen. Dennoch stellt sich die Frage, ob die mittlere Geschwindigkeit der plattentektonischen Vorgänge im Laufe der Erdgeschichte wirklich so wenig geändert hat, wie heute in der Fachwelt angenommen wird.

*Franz Egli-Arm*

## Literatur

WEINSTEIN SA (1996) The potential role of non-Newtonian rheology in the resurfacing of Venus. Geophys. Res. Lett. *23*, 511-514.

# STREIFLICHTER

## Erstaunliche Fähigkeiten des Neandertalers

Das populäre Bild des Neandertalers ist seit seiner ersten Entdeckung vor 140 Jahren in Deutschland das eines rohen Höhlenbewohners. In den letzten Jahren hat sich diese Vorstellung unter den Wissenschaftlern geändert, indem ihm fortschrittlichere Fähigkeiten zugebilligt wurden. Seit der Entdeckung einer tiefen unterirdischen Höhle in Bruniquel, Südfrankreich, erstaunt das Können der Neandertaler aber selbst Fachleute, die vom traditionellen Bild dieser Frühmenschen schon lange Abschied genommen haben. Die 1990 entdeckte Höhle wird auf mindestens 47.600 Jahre datiert, wahrscheinlich muß sie aber noch älter eingestuft werden. Aus dieser Zeit sind nur die Neandertaler als Bewohner Europas bekannt. Mehrere hundert Meter vom Eingang entfernt wurde in der Höhle ein viereckiger Strukturkomplex entdeckt. Er wurde aus Stücken von Stalaktiten und Stalagmiten gebaut. Auf menschliche Aktivitäten weisen auch angebrannte Tierknochen tief in der Höhle hin. Wenn der Neandertaler die 4x5 Meter große rätselhafte Struktur in der Höhle geschaffen hat, dann muß er über eine Fähigkeit verfügt haben, die bisher nur dem anatomisch modernen Menschen zugestanden wurde: die hochentwickelte Nutzung von Feuer in Form von Fackeln, Lampen oder einer anderen Art von transportablem Licht. Nur mit solchen Hilfen konnte er sich in der Finsternis tief unter der Erde zurechtfinden. Voraussetzung für die Herstellung des Strukturkomplexes in der Höhle war auch eine gute Kommunikationsfähigkeit. Von einigen Paläanthropologen wurde diese bisher in Frage gestellt.

Fazit: Der Neandertaler war fähiger als die meisten Paläanthropologen bisher dachten. [Balter M (1996) Science *271*, 449] *MB*

## Entstehung der Landpflanzen doch viel früher als bisher angenommen?

Überreste einer relativ komplexen Gefäßpflanze aus dem unteren Silur Chinas beschreibt eine chinesische Forschergruppe um Chongyang Cai. Der Fund paßt nicht in das Bild bisheriger Vorstellungen der frühen Evolution von Land-Gefäßpflanzen, galt doch bisher die vergleichsweise einfach gebaute mittelsilurische bis unterdevonische Gattung *Cooksonia* als sehr geeigneter Kandidat für eine der ersten Landpflanzen. Die von Cai und Mitarbeitern beschriebene Pflanze mit dem wohlklingenden Namen *Pinnatiramosus* (d. h. „fiederig verzweigt") war schon früher entdeckt worden und schien eher mit Algen als mit Gefäßpflanzen verwandt zu sein. Die neuen Funde weisen niederliegende Achsen und fiederförmige Zweige auf, die nach Auffassung der Autoren aufrecht standen. Sie besitzen tracheidenähnliche anatomische Strukturen, die Hoftüpfel aufweisen – ein Charakteristikum für Landpflanzen und unbekannt bei Algen und Moosen. Begleitende Sporenfunde sind typisch für frühe Gefäßpflanzen (was weniger überrascht, da solche Sporen schon mehrfach in noch älteren Schichten gefunden wurden). *Pinnatiramosus* ist eine typische Mosaikform: die Anatomie ist typisch gefäßpflanzenartig, die Morphologie dagegen kaum vergleichbar mit anderen frühen Gefäßpflanzen. Die Autoren plädieren dafür, das Bild von der frühen Landpflanzenevolution zu revidieren. Mit dem neuen Fund ist ein wichtiges Argument für eine evolutionstheoretische Deutung der Überlieferung früher Landpflanzen überholt: die älteste überlieferte Gefäßpflanze ist nicht mehr die am einfachsten gebaute.

Die Autoren gehen auf verschiedene Kritikpunkte ein. So weisen sie die Vermutung zurück, es könne sich bei den Fund um Wurzeln von Pflanzen handeln, die aus dem über den Fundschichten abgelagerten Perm stammen. Diese Deutung scheide aus, da die beschriebenen Pflanzenreste 2,2 m tiefer als die Permschichten abgelagert seien, dazwischen aber keine Fossilien gefunden wurden.

Nicht für alle Paläobotaniker dürfte dieser Fund überraschend kommen. 1959 hatte Daniel Axelrod aufgrund der Vielfalt devonischer Landpflanzengruppen und aufgrund von Sporenfunden im Silur und Ordovizium postuliert, daß die Landpflanzen einen viel früheren als devonischen Ursprung haben dürften und daß an eine polyphyletische Entstehung zu denken sei. Seine Vorstellungen fanden aber wenig Anklang und gelten schon lange weithin als überholt. Ob dieser neue Fund die Diskussion wieder beleben wird, bleibt abzuwarten. [Cai C et al. (1996) An early Silurian vascular plant. Nature *379*, 592] *RJ*

## Vielzeller aus dem Präkambrium

Hunderte von Exemplaren blattartiger Reste von vielzelligen Pflanzen wurden in der auf 1,7 Milliarden Jahre datierten Tuanshanzi-Formation im Jixian-Gebiet in Nordchina gefunden. Die blattartigen Fossilien weisen deutliche Ähnlichkeiten mit vielzelligen Algen auf. Viele sind in Spreite, Stiel und Anheftungsorgan differenziert. Die Spreiten weisen unterschiedliche Formen (am häufigsten löffelartig,

bandartig oder lanzettlich) und Größen auf (meist 5-10 mm lang und wenige Millimeter breit; z. T. bis mehrere Zentimeter lang). Auf den Oberflächen sind öfter feine längliche Streifen, palisadenartige Strukturen, erkennbar. Dabei handelt es sich nach Auffassung von SHIXING & HUINENG (1995) wahrscheinlich um Sporangien. Die lanzettlichen und bandförmigen Funde ähneln unter heutigen vielzelligen Pflanzen am ehesten Braunalgen der Familie Laminariaceae, sind aber kleiner. Die Zuordnung der löffelartigen „Blätter" zu modernen Algen ist dagegen unklar.

Bislang wurden die ältesten zweifelsfreien Belege vielzelliger eukaryotischer Pflanzen (Metaphyten) auf ca. 1 Milliarde Jahre datiert. Die neuen Funde verschieben das Datum des Ursprungs der Metaphyten erheblich. Bisherige Vorstellungen über deren Ursprung müssen revidiert werden. SHIXING & HUINENG weisen darauf hin, daß darüber hinaus auch die bisherigen Vorstellungen über die Entwicklung der Atmosphäre und Hydrosphäre angesichts der neuen Daten hinterfragt werden müssen. [SHIXING Z & HUINENG C (1995) Megascopic multicellular organisms from the 1700-million-year-old Tuanshanzi formation in the Jixian area, North China. Science *279*, 620-622] *RJ*

## Neue fleischfressende Dinosaurier aus Asien und Afrika

Schon seit langem ist *Tyrannosaurus Rex* aus Nordamerika mit einer maximalen Länge von 12 Metern als das größte fleischfressende Lebewesen der Erdgeschichte bekannt. Ernstzunehmende Konkurrenz bekam er erst letztes Jahr, als *Giganotosaurus carolinii* in Argentinien entdeckt wurde: er ist zwar nicht so hoch und hat kürzere Beine, dafür ist er aber schwerer und besitzt einen längeren Schädel als irgend ein *Tyrannosaurus.* Wie alle bisher bekannten Tyrannosauriden gehören diese in die Oberkreide.

BUFFETAUT et al. (1996) entdeckten nun unter anderem einen Teil des Beckens eines Tyrannosauriden mit einer geschätzten Länge von 6,5 m. Dieser neue Fund aus der Unterkreide Thailands erhielt den Artnamen *Siamotyrannus isanensis* und ist nach konventionellen Datierungsmethoden mindestens 20 Millionen Jahre älter als die frühesten vorher bekannten Mitglieder seiner Familie, der Tyrannosauridae. Dies läßt ihn aus evolutionstheoretischer Sicht als einen Vorfahren der Tyrannosaurier erscheinen.

Auch SERENO et al. (1996) berichten von neuen Funden, jedoch aus Afrika: In der Kem Kem Region Marokkos (frühe Oberkreide) kam unter anderem ein ca. 1,6 Meter langer Schädel von *Carcharodontosaurus saharicus* zu Tage, einer Art, die *Giganotosaurus* stark ähnelt, aber bisher nur durch sehr spärliche Bruchstücke aus Nordafrika bekannt war. Beide gehören ebenfalls zu den Tyrannosauriden.

Das erstaunliche an *Carcharodontosaurus* und *Giganotosaurus* ist, daß sie etwa aus der gleichen geologischen Zeit, aber von zwei verschiedenen Kontinenten kommen und sich dennoch so auffallend ähnlich sind. Dies wirft die Frage auf, wann die letzten Landbrücken endgültig gekappt wurden. Offenbar ist dieses Datum jünger anzusetzen, als bisher geglaubt. [BUFFETAUT E et al. (1996) Nature *381*, 689-691; SERENO PC et al. (1996) Science *272*, 986-991; CURRIE PJ (1996) Science *272*, 971-972.] *LL*

## Vielfalt im Urwald – durch Eiszeit ausgelöst?

Wissenschaftler der University of Queensland haben in Nordaustralien genetische Hinweise dafür gefunden, daß die enorme Artenvielfalt in den Regenwäldern durch die zeitweise geographische Separation (Aufteilung in getrennte Siedlungsgebiete) von Tier- und Pflanzenpopulationen ausgelöst wurde. Die Auftrennung der Populationen wurde vermutlich durch Eiszeiten verursacht (der Höhepunkt der letzten Eiszeit wird auf 18.000 Jahre vor heute datiert). In Nordaustralien war in dieser Zeit Waldgebiet durch eine trockene Zone getrennt. Genetische Untersuchungen (Sequenzanalysen von Cytochrom b) bei Vögeln und Echsen, die in den beiden Urwaldgebieten leben, erwiesen teilweise nahezu so große Unterschiede, wie sie sonst bei verschiedenen Arten festgestellt werden. Offenbar seien die betreffenden Populationen mindestens auf dem Weg zur Artspaltung. Damit liegt ein weiterer Hinweis auf die Bedeutung geographischer Trennung für Artbildung vor. Da Artbildung in heutigen Populationen nachweislich in wenigen Generationen erfolgen kann (MACNAIR M [1987] Heavy metal tolerance in plants: a model evolutionary system. Tr. Ecol. Evol. *2*, 354-359) und beträchtliche Sequenzunterschiede bei Proteinen durch Zucht etabliert werden konnten (SCHERER S & SONTAG C [1986] Zur molekularen Taxonomie und Evolu-tion der Anatidae. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. *24*, 1-19), ist denkbar, daß auch durch Eiszeiten ausgelöste Artbildungsprozesse rasch verlaufen können. Zugleich könnten die Eiszeiten und ihre Folgen einen Schlüssel für die enorme Artenvielfalt innerhalb von Grundtypen darstellen. [HOSS H, Ice age turns one species into two. New Scientist, Nr. 1981, 10. 6. 1995, S. 17] *RJ*

## Drastische Temperaturschwankungen während der Eiszeit

Zwischen 1989 und 1993 wurden im grönländischen Eisschild 2 Bohrungen im Abstand von 30 km nie-

dergebracht. Die Eisbohrkerne dieser Parallelbohrung aus jeweils mehr als 3 km Tiefe erlauben Aussagen über das Klima während der letzten Eiszeit und der gegenwärtigen Warmzeit. Die erfaßte Zeitspanne wird auf 110.000 Jahre geschätzt. Das auffälligste Resultat: Wir leben in einer ungewöhnlich langen Phase relativ stabilen und ausgeglichenen Klimas, das besonders für die Landwirtschaft und folglich die kulturelle Entfaltung der Menschheit ausgesprochen günstig war und ist. Das Eiszeitalter ist jedoch von starken Klimaschwankungen geprägt, so jedenfalls sind die im Eis überlieferten Dokumente zu interpretieren. Temperaturänderungen von mehreren Grad Celsius und Änderungen der Eis- und Staubakkumalationsrate haben sich in wenigen Jahrzehnten oder nur einigen Jahren abgespielt. Wechsel in den atmosphärischen Strömungen können diese Ereignisse zwar prinzipiell erklären, dennoch sind Geschwindigkeit und Ausmaß der Klimaschwankungen überraschend. Zur Zeit werden einige Beobachtungen noch ausgewertet und demnächst veröffentlicht. Sicherlich können nur weitere Bohrungen helfen, die „wechselhafte" Vergangenheit zu verstehen. [ALLEY R et al. (1996) EOS Trans. Amer. Geophys. Union *77*, 209-210] *TF*

## Gewaltiger Hangrutsch auf den Kanarischen Inseln

Hangrutschungen sind offenbar ein Kennzeichen ozeanischer Vulkaninseln. Erst vor wenigen Jahren wurden derartige Ereignisse auf dem Meeresgrund um die Hawaii-Inseln untersucht und beschrieben. Einzelne Schuttströme hatten dort in der Vergangenheit ein enormes Ausmaß; ein Strom hatte vermutlich 5.000 $km^3$ Gesteinsmassen bewegt. Dagegen ist die Schuttlawine vor der Insel Hierro (Kanarische Inseln, südwestlich von La Palma) um einiges kleiner, ihr Volumen wird auf 250-350 $km^3$ geschätzt. Ein Vergleich mit Bergstürzen in historischer Zeit, bei denen nur wenige Kubikkilometer Gesteinsschutt transportiert wurden, verdeutlicht allerdings die gewaltige Fracht, die sich episodisch in die Ozeanbecken ergießt. Die Schuttlawine El Golfo vor Hierro geht in einen 600 km langen Schuttfächer über, an diesen schließen sich weitere Ablagerungen vulkanischer Trümmermassen an. Zusammen haben sie ein Volumen von 700-800 $km^3$. Wahrscheinlich sind die genannten Ablagerungen auf einen Hangrutsch zurückzuführen, dessen 900 m lange Abrißkante auf der Insel zu erkennen ist und die sich noch einige Kilometer weit unter dem Meeresspiegel fortsetzt. Bei der Auswertung von Sidescan-Sonaraufnahmen zeigen sich einzelne Gesteinsblöcke an der Oberfläche der Schuttlawine, die bis zu 1,2 km Durchmesser haben und bis zu 200 m hoch sind; die größeren Blöcke liegen mehr im Zentrum des Stromes. Das katastrophale Ereignis soll vor 13.000-17.000 Jahren stattgefunden haben und ist nach Ansicht der Forscher eines von sieben in den letzten 750.000 Jahren. Hangrutschungen sind auch Auslöser für die gefürchteten Flutwellen, die sog Tsunamis. Auf Hawaii gibt es geologische Anzeichen für eine derartige einst 325 m hohe Flutwelle. [MASSON DG (1996) Geology *24*, 231-234] *TF*

## Kleinschmidts Formenkreislehre

Der Ornithologe Otto KLEINSCHMIDT vertrat in den ersten Jahrzehnten unseres Jahrhunderts eine nicht-deszendenztheoretische Auffassung vom Ursprung der Arten. Er teilte die Lebewesen in „Formenkreise" ein. „Jedes Tier, d. h. jeder Formenkreis, existiert nach Kleinschmidt von Beginn des Lebens auf der Erde isoliert für sich und hat seine eigene Evolution, die nicht zur Bildung neuer Formenkreise führt" (ECK 1994, 125f.). Dies entspricht dem Grundgedanken, welcher der Grundtypenbiologie (SCHERER 1993) zugrundeliegt. Allerdings faßte KLEINSCHMIDT die Formenkreise wesentlich enger als die Grund-typen. So gehören sich im Freiland nicht kreuzende Zwillingsarten zu verschiedenen Formenkreisen; jedoch durch Kreuzung verbundene geographische Rassen und Varietäten gehören zum selben Formenkreis. Das gilt, obwohl die Unterschiede zwischen geographisch vikariierenden (sich gegenseitig an verschiedenen Standorten vertretenden) Rassen und Arten viel größer sind als die Unterschiede zwischen Zwillingsarten (die aber eben reproduktiv im Freiland isoliert sind). Erstaunlicherweise kam KLEINSCHMIDT ausgerechnet durch die Beobachtungen von Zwillingsarten auf die Formenkreislehre, wie ECK (1994) berichtet. Einen entscheidenden Anstoß zur Formenkreislehre erhielt er aufgrund der Beobachtung, daß Zwillingsarten trotz großer Ähnlichkeiten unvermischt bleiben, während auf der anderen Seite erheblich größere Unterschiede zwischen sich vermischenden (geographischen) Rassen vorliegen.

Normalerweise ist eine nicht-deszendenztheoretische Auffassung vom Ursprung der Arten (Formenkreise) Grund genug, einen Autor (mindestens im 20. Jahrhundert) als rückständig und seine Ansichten als nicht diskutierenswert zu erachten. Nicht so für Eck. Er erkennt an, daß KLEINSCHMIDT auf seinem Gebiet eine anerkannte Kapazität war. Weiter akzeptiert ECK, daß KLEINSCHMIDT zwar ein Mann der Kirche war, aber seine Auffassung nicht nur mit Bekenntnissen, sondern auch mit Argumenten begründen konnte – eine Haltung, die leider nicht selbstverständlich ist. [ECK S (1994) Der Kleinschmidtsche Formenkreis. Über die Entstehungsphase dieses Artbegriffs. In: GUTMANN WF, MOLLENHAUER D & PETERS DS (Hg) Morphologie und Evolution. Frankfurt, S. 125-132; SCHERER S (Hg, 1993) Typen des Lebens. Berlin.] *RJ*

## Der genetische Code ist optimal

Die Entstehung des Lebens ist seit langem eines der großen ungelösten Rätsel der heutigen Biologie. Neben Problemen der ungenügenden chemischen Synthesemöglichkeiten auf einer hypothetischen Urerde und der Frage nach dem Ursprung der Information, die nötig ist, um alle nötigen Proteine zu kodieren, besteht vor allem das Problem der Entstehung der Maschinerie, die nach den Regeln des genetischen Codes Information in den Nukleinsäuren nutzt, um daraus Proteine zu synthetisieren.

Da bei der Entstehung des Lebens nicht auf vorhandene Strukturen zurückgegriffen werden konnte, bestand unter anderem folgendes Problem: Einen gegebenen Satz an Grundbausteinen (die 4 Basentypen der DNA, die in verschiedenen Kombinationen für die 20 in den Lebewesen vorkommenden Aminosäuren kodieren) kann man auf unterschiedlichste Art miteinander verknüpfen. Wenn je 3 Basen der DNA für 1 Aminosäure kodieren sollen (die kürzeste mögliche Kodierung), dann bleiben 44 Basenkombinationen (Tripletts) übrig, die für keine Aminosäure kodieren *müssen*. Dies ist jedoch nicht sinnvoll, da so in vielen Fällen eine einzelne Punktmutation ein Stopcodon erzeugen und das kodierte Protein zerstören würde. Daher kodieren 41 Tripletts für manche Aminosäuren mehrfach. Diese Verteilung der Tripletts auf die Aminosäuren ist praktisch optimal, wenn es darum geht, bestimmte phänotypische Wirkungen von Punktmutationen möglichst gering zu halten. Haig & Hurst (1991) testeten 10.000 mögliche Codes in Bezug auf die Veränderungen der Polarität bei einer Punktmutation und fanden nur zwei, die minimal konservativer waren, als die im universalen genetischen Code realisierte Zuordnung. Die Konservierung der Hydrophobizität ist zwar nicht ganz so hoch, aber immer noch auffällig. Die übrigen getesteten Eigenschaften (molekulares Volumen und isoelektrischer Punkt) werden dagegen vom universalen Code wesentlich weniger konserviert.

Welche Bedeutung diesem Design zukommt, und weshalb gerade die Polarität so streng konserviert wird, ist noch unklar. Doch zeigt sich wieder einmal, wie durchdacht und optimal das Design der Lebewesen sein kann. Wie Yockey (1992, 254) am Beispiel des iso-1-cytochrom c zeigte, ist es wesentlich unwahrscheinlicher, bestimmte enzymatische Funktionen durch Zufall zu erzeugen ($P \approx 2 \cdot 10^{-44}$), als einen guten Code zufällig auszuwählen ($P \approx 3 \cdot 10^{-4}$). Hierin liegt jedoch das Kernproblem, da für einen zufälligen Ursprung des Codes eine komplizierte enzymatische Übersetzungsmaschinerie erzeugt werden muß, die nach den Regeln des Codes arbeitet.

Ob es also ca. 10.000 in einer Population konkurrierende Protobionten mit jeweils unterschiedlichem genetischem Code gab, von denen sich der am schnellsten replizierende durchsetzte, kann auch aus den anderen oben genannten Gründen durchaus bezweifelt werden. [Haig D & Hurst LD (1991) J Mol Evol *33*, 412-417; Yockey HP (1992) Information theory and molecular biology. Cambridge, Cambridge University Press.] *LL*

## Retrotransposons beschleunigen Mikroevolution bei Stress

Darwin erkannte die Variabilität der Organismen als einen entscheidenden Faktor für Evolution. Mit der Entdeckung der Struktur der DNA und der neodarwinistischen Synthese machte die kausale Erforschung der Variabilität enorme Fortschritte: Punktmutationen, Deletionen, Insertionen, Genduplikationen, Rekombinationen etc. können zunehmend genauer erfaßt werden.

Ein weiterer Prozeß, der enorm zur Variabilität beitragen kann, ist das Springen retroviraler Elemente (Retrotransposons) im Genom eines Organismus (McDonald 1990; vgl. auch Abb. 1). Diese tragen durch ihr Hin- und Her-Springen nicht nur zur Erhöhung der Mutationsrate bei (gelegentlich werden kleine Genstücke mitversetzt), sondern sie können auch regulatorische Funktionen ausüben. Sobald solche Retrotransposons vor einem bestimmten Gen eingebaut werden, können sie dessen Expression herabsetzen. Zudem kann diese unterdrückende Wirkung der Retrotransprosons aber selbst auch wieder durch Suppressorgene teilweise reprimiert werden, so daß das entsprechende Gen (hinter dem Retrotransposon) wieder ein bißchen funktioniert.

Von besonderem Interesse ist nun das Verhalten dieses Systems bei umweltbedingtem Stress: alle Mutationsraten erhöhen sich und die Suppressorgene können sich ausschalten. Letzteres könnte zur Folge haben, daß viele kleine, in längeren Zeiträumen akkumulierte Mutationen plötzlich voll aktiv werden, und zu drastischen Änderungen im Phänotyp führen können, wodurch dieser Organismus entweder besser oder schlechter an seine Umwelt angepaßt ist. Da sich außerdem der Phänotyp unter solchen Umständen durch die erhöhten Mutationsraten schneller als üblich ändert, kann dies zu einer deutlich spürbaren Beschleunigung der Evolution führen.

Dies wird von McDonald als mögliche molekulare Ursache für das sprunghafte Erscheinungsbild des Fossilberichtes gedeutet, auch wenn dabei völlig unklar bleibt, woher die vielen neuen (unterschiedlichen) Gene kommen sollen, die von den Retrotransposons reguliert werden.

Da jedoch durch diese Art von Mutationen vor allem bestehende Gene sehr effizient an- und abgeschaltet werden können, könnte dies auch eine Ursache dafür sein, daß nach Großkatastrophen in

einer von Umweltstress geprägten Umwelt eine besonders schnelle Artbildung stattfand. [McDonald JF (1990) Macroevolution and Retroviral Elements. BioScience *40*, 183-191] *LL*

## Mythos oder Geschichte? Erkenntnisse aus der Zeit der Patriarchen

Sind die Berichte über die Patriarchen: Abraham, Isaak, Jakob,. . . historisch bedeutungslose Literaturschöpfung aus der Zeit des babylonischen Exils im 6. Jahrhundert v. Chr. oder später, nichts anderes als glorifizierende Phantasiegebilde, wie sie bereits vor mehr als 100 Jahren der einflußreiche Alttestamentler Julius Wellhausen sah? Oder handelt es sich um historische Dokumente? Dieser Frage geht ein kürzlich in „Biblical Archaeology Review" erschienener Aufsatz des Liverpooler Ägyptologen Kenneth A. Kitchen nach. Der Autor vergleicht dabei eher beiläufige Informationen aus den alttestamentlichen Texten mit vergleichbaren Informationen aus außerbiblischen Quellen. So ist beispielsweise aus einer Reihe antiker Quellen bekannt, daß der Preis für einen Sklaven zwischen 2250 und 500 v. Chr. von 10 bis 15 auf 90 bis 120 Silberschekel gestiegen ist. Die wenigen alttestamentlichen Erwähnungen von Sklavenpreisen zwischen 1700 und 750 v. Chr. geben diese Entwicklung quantitativ und chronologisch exakt wieder. Woher, so fragt Kitchen, wußten die nachexilischen Autoren zu einer Zeit, als für einen Sklaven um 100 Schekel verlangt wurden, daß Joseph für nur 20 Schekel an die Ismaeliter verkauft wurde (Gen. 37), einem Preis, der, wie wir heute aus dem Gesetz des Hammurabi und Quellen aus Mari wissen, gerade im 19. und 18. Jahrhundert v. Chr. üblich war? Eine ähnliche Beobachtung macht Kitchen bezüglich des Aufbaus von Vertragstexten, der seit der mesopotamischen Frühzeit immer wieder Veränderungen unterworfen war. Die Patriarchenberichte überliefern eine Reihe von Verträgen. Um nur zwei zu nennen: den Vertrag Abrahams mit Abimelech von Gerar (Gen 21) und den Vertrag Jakobs mit Laban (Gen 31). Die Struktur dieser Verträge weist große Ähnlichkeit auf mit Verträgen, die aus der entsprechenden Zeit zu Beginn des zweiten Jahrtausends aus Mari und Tel Leilan bekannt sind. Sie beginnen mit der Nennung der Zeugen, schließen einen Eid und den eigentlichen Vertragstext an und enden mit einer Verwünschung für den Fall, daß einer der Partner den Vertrag bricht. Mehrere Jahrhunderte später weisen die Verträge der Hethiter eine sehr viel kompliziertere Struktur auf. Sie enthalten zusätzlich eine formale Überschrift, einen Prolog, ein Deposit und einen Segen. Auch die Reihenfolge der einzelnen Punkte ist verändert. Kitchen zeigt auf, daß die zeitgenössischen alttestamentlichen Verträge, etwa im Buch Josua diesem Muster genau folgen. Im Abraham-Bericht wird wiederholt von Bündnissen unter Kleinkönigen berichtet (z.B. Gen 14). Kitchen weist darauf hin, daß in der gesamten nahöstlichen Geschichte nur eine kurze Zeitspanne durch eine derartige Situation beschrieben ist, die Zeit der Patriarchen. Im späten dritten Jahrtausend wird Mesopotamien durch die 3. Dynastie von Ur dominiert, um 2000 v. Chr. gefolgt durch Elam. Dann, in der fraglichen Zeit, wird das politische Bild für etwa 250 Jahre durch unablässig wechselnde Allianzen von kleinen Stadtstaaten charakterisiert. Einige wie Isin, Larsa, Mari, später Assyrien und Babylon sind bedeutender als die anderen, keiner ist jedoch stark genug, die anderen zu beherrschen. Diese Ära der rivalisierenden Stadtstaaten wird dann durch die Erfolge eines Hammurabi von Babylon und eines Schamsi-Adad I. von Assyrien beendet. Sie wird nie wiederkehren. In weiteren Abschnitten setzt sich Kitchen mit den Namen der Patriarchenzeit und mit sozialen Gegebenheiten wie dem Familiensegen und dem Erbrecht auseinander, wobei ihm ebenfalls der Beleg dafür gelingt, daß die alttestamentlichen Texte und die Zeit, über die sie berichten, in erstaunlich guter Weise zusammenpassen. Kitchen beendet seinen Aufsatz mit einem Rat: Anstatt (die biblischen Berichte) weiter zu demontieren, sollte versucht werden, ein klares Bild von dem historischen Rahmen zu gewinnen und diesen Rahmen dann mit der großen Fülle an Datenmaterial, die uns die Archäologie bereitstellt, zu füllen. [Kitchen KA (1995) The Patriarchal Age. Myth or History? Biblical Archaeology Review *21*, 48-95] *UZ*

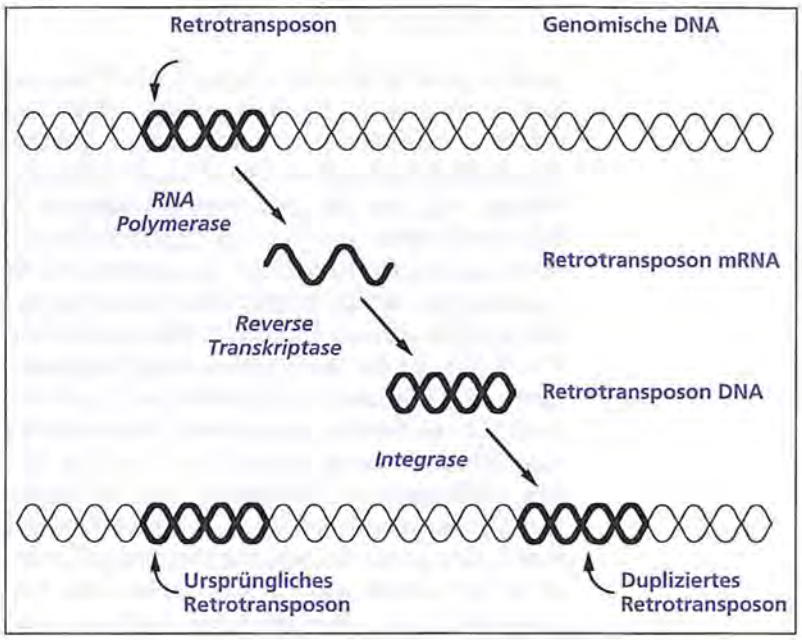


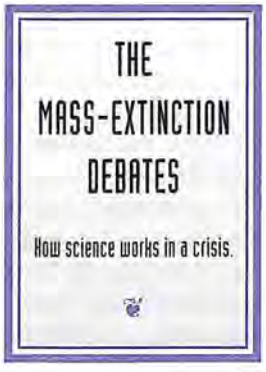

*Abb.1: Vermehrungszyklus von Retrotransposons. Retrotransposons und ähnliche genetische Elemente lassen eine RNA-Kopie von sich anfertigen (Enzym: RNA-Polymerase), die zu einer DNA-Kopie revers transkribiert wird (Enzym: Reverse Transkriptase). Diese wird nun an einer anderen Stelle in das Genom eingebaut (Enzym: Integrase). (Nach Stryer L (1995) Biochemie, New York, S. 837)*

## Tel-Dan-Inschrift neu datiert

Inschriftenfunde sind in der Archäologie Palästinas, anders als etwa in Ägypten, extrem selten. Das erklärt u. a. das Aufsehen, das das 1993 in Tel-Dan (Nordgaliläa) gefundene Stück einer Basaltstele erregte, auf dem die israelischen Ausgräber A. BIRAN und J. NAVEH den Ausdruck „BYTDWD" entzifferten, den sie mit „Haus David" übersetzten. Es war das erste Mal, daß der Name David in einem außerbiblischen Dokument aufgetaucht war. Kritiker wie P.R. Davies, für den David ebensowenig eine historische Persönlichkeit ist, wie etwa der legendäre König Arthur, hielten „Haus David" denn auch für eine Fehlübersetzung, wobei sie u. a. auf die fehlende Worttrennung zwischen BYT und DWD (Haus und David) hinweisen. Als kritischerer Einwand erwies sich jedoch die zeitliche Zuordnung der Stele zu den alttestamentlichen Berichten; eine Problematik, mit der sich kürzlich R.M. PORTER im „Journal of the Ancient Chronology Forum" auseinandergesetzt hat. BIRAN und NAVEH hatten die Stele zunächst in das frühe 9. Jahrhundert v. Chr. datiert. 1. Könige 15, 16-22 berichtet, wie sich zu dieser Zeit König Asa von Juda mit dem aramäischen (syrischen) König Ben-Hadad gegen seinen Rivalen im Nordreich Israel verbündet hatte. In der Inschrift berichtet der syrische Autor jedoch, er habe sowohl gegen Israel wie auch gegen Juda gekämpft. Ein Jahr nach der Tel-Dan-Publikation, 1994, berichtete der Franzose A. LEMAIRE von einer weiteren „Haus David"-Inschrift, die er bei der Neuauswertung der berühmten Mesa-Stele im Pariser Louvre ausfindig machen konnte. Beide, Tel-Dan-Stele und Mesa-Stele ähneln sich auffällig, sowohl was die äußere Form angeht als auch den Inhalt. Die Mesa-Stele war bereits 1868 in Dibon, östlich des Jordan entdeckt worden. LEMAIRE datiert sie in die zweite Hälfte des 9. Jahrhunderts v. Chr., also um einige Jahrzehnte jünger als die Tel-Dan-Stele. Seine Deutung wurde im letzten Jahr bestätigt, als weitere Fundstücke in Tel Dan eine um 40 bis 80 Jahre deutlich niedrigere Datierung auch der Tel-Dan-Stele erforderlich machten. Im Jahre 1994 war jedoch ein weiteres Problem aufgetaucht, als R. CHAPMAN bei der Untersuchung der Fundstätte die Vermutung äußerte, das zuerst gefundene Fragment gehöre nicht, wie bisher angenommen in Stratum III, sondern in eine ältere Schicht, möglicherweise IVA, die bislang von der zweiten Hälfte des 10. Jahrhunderts bis zum Beginn des 9. Jahrhunderts datiert wird. Sollte CHAPMAN Recht behalten, dann wäre das Ergebnis eine chronologische Unmöglichkeit, bedeutet es doch, daß das Mauerwerk um mehrere Jahrzehnte älter wäre als das eingebaute Bruchstück. PORTER deutet diesen Widerspruch aus der Fehlerhaftigkeit der gegenwärtig akzeptierten archäologischen Chronologie in Palästina und weist darauf hin, daß er sich bei Annahme der von D. ROHL oder P. JAMES vorgeschlagenen alternativen Chronologien vollständig auflöst. Beide Autoren haben Anfang der 90er Jahre Chronologien vorgeschlagen, die die Datierung der einzelnen archäologischen Strata deutlich verändern würden. U.a. wären so auch die eisenzeitlichen Schichten von Tel Dan jünger als bisher angenommen. [PORTER RM (1995) Dating the Stela from Tel Dan. Journal of the Ancient Chronology Forum *7*, 92-96] *UZ*

# REZENSION

**William Glen (ed): The mass-extinction debates: How science works in a crisis. Stanford University Press, Stanford, 1994 (XIV + 370 S.)**




Wie verhalten sich Wissenschaftler, wenn die Grundpfeiler ihrer Disziplin ins Wanken geraten? Wie begründen sie ihre widerstreitenden Hypothesen, wie tragen sie die Konflikte aus? Welchen Einfluß haben die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Disziplin, die Medien, die Öffentlichkeit und last but not least die persönliche Biographie? Diesen und weiteren Fragen widmet sich der Sammelband von William GLEN. Dem Autor geht es darum, möglichst hautnah das Entstehen und die fortschreitende Entwicklung eines tiefgreifenden Umdenkens innerhalb eines wissenschaftlichen Faches zu dokumentieren.

Schon einmal hat er die Entwicklung einer Theorie einfangen wollen: In seinem Buch „The road to Jaramillo" beschäftigte er sich mit der modernen Plattentektonik. Als er seine Nachforschungen begann, war die Plattentektonik schon allgemein anerkannt. Viele der einstigen Opponenten gaben im Nachhinein an, dieser Theorie gar nicht so ablehnend gegenübergestanden zu haben, wie ihre damaligen Kommentare vermuten lassen. Mit zunehmender Akzeptanz einer Leittheorie schwindet offenkundig das Erinnerungsvermögen an die früheren Auseinandersetzungen. Um eine Krisensi-



Stud. Int. J. 3 (1996), 94 – 96

tuation in statu nascendi zu beschreiben, hieß es also, zum rechten Zeitpunkt zur Stelle zu sein. Das ist William GLEN bei der Diskussion um die Ursachen der Massenaussterben in der Erdgeschichte geglückt, denn die Diskussion dauert noch an.

Als im Jahre 1980 eine Autorengruppe um den inzwischen verstorbenen Physik-Nobelpreisträger Luis W. ALVAREZ einen Meteoritenimpakt für das Massensterben an der Wende Kreide/Tertiär verantwortlich erklärte, wirkte diese Hypothese selbst wie ein Impakt auf den Wissenschaftsbetrieb. Binnen weniger Jahre waren Wissenschaftler aus einer breiten Palette von Fachdisziplinen, von der Biologie bis hin zur Astronomie, in die Debatte involviert. Ihre Forschungen haben sich in einer nicht mehr überschaubaren Flut von Fachpublikationen niedergeschlagen. Angetrieben wurde die Debatte durch die Formulierung einer Alternative, der sog. Vulkanismus-Hypothese. Es handelt sich bei deren Vertretern allerdings weniger um Vulkanologen; diese neigen in der Mehrzahl zur Impakt-Hypothese.

Ausschlaggebend für den Entwurf der Impakt-Hypothese war die Entdeckung einer hohen Anreicherung des seltenen Elementes Iridium im Kreide/Tertiär-Grenzton von Gubbio (Italien), Stevns Klint (Dänemark) und Woodside Creek (Neuseeland). Iridium kommt im Erdmantel und insbesondere in Meteoriten häufiger vor als in der Erdkruste. Dieser Befund zusammen mit weiteren ungewöhnlichen Elementkonzentrationen veranlaßte ALVAREZ und Mitarbeiter, einen Asteroideneinschlag mit anschließender Verdunkelung der Stratosphäre zu postulieren; die Unterbrechung von Nahrungsketten hätte in diesem Szenario dann zum Massensterben geführt. Der Nachweis von Iridium in den Gasexhalationen des Kilauea auf Hawaii wenige Jahre später ließ jedoch vermuten, daß verheerender Vulkanismus gleichfalls eine derartige Iridium-Anomalie verursachen könnte. Der Dekkan-Trapp, ein weite Teile Indiens bedeckender Flutbasalt, paßt zeitlich recht gut mit dem Massensterben an der Kreide/Tertiär-Grenze zusammen. Nähere Untersuchungen zeigten, daß große Teile dieses früher fast 1 Million Kubikkilometer umfassenden Gesteins einst in weniger als 1 Million Jahren ausgeflossen waren. Viele Impaktfolgen, wie die Iridiumanreicherung, extrem saurer Regen, weltweite Brände und Klimaveränderungen könnten auch dem Vulkanismus zugeschrieben werden und letztlich ebenfalls für das Massensterben verantwortlich sein.

Um das Jahr 1985 hatte sich die Vulkanismus-Hypothese zu einer fast gleichwertigen Erklärung für das Massensterben gemausert. Doch die folgenden Entdeckungen untermauerten die Impakt-Vorstellung nachhaltig: Quarze mit Schocklamellen, Coesit und Stishovit (Hochdruckmodifikationen von Quarz), extraterrestrische Aminosäuren und Kohlenstoff-Isotopenverhältnisse in Diamanten, Tektite auf Hawaii, eine gewaltige Turbiditablagerung in Kuba und schließlich der mutmaßliche Impaktkrater auf der Yukatan-Halbinsel. Dennoch regte sich begründeter Widerstand gegen eine singuläre Katastrophe. Das Auftreten mehrerer Iridium-Anomalien übereinander, der Umstand, daß die extraterrestrischen Aminosäuren trotz der immensen Aufprallenergie überhaupt erhalten blieben und das nach dem Fossilbefund stellenweise gestaffelte Aussterben sprechen nicht für ein einzelnes Impaktereignis. Wahrscheinlich gab es mehrere Einschläge, und zwar nicht von Asteroiden, sondern von mehr wasserhaltigen Kometen.

> Die Beobachtungen zugunsten einer Hypothese werden oft einseitig gewertet, die Bewertungskriterien selbst sind in den Lagern verschieden.

Neben den beiden genannten Versionen gibt es noch eine dritte, die kurzerhand das Massensterben an sich leugnet. Ein Teil der Beiträge des als Sammelband konzipierten Buches widmet sich eingehend dieser Fragestellung, wobei u.a. der Gradualismus (K. HSÜ), die Statistik (H. SHAW), die Auswertung der beschriebenen Fossilfunde (J. SEPKOSKI) und der geringe Einfluß des K/T-Impaktes auf die Landlebewesen (J. BRIGGS) behandelt werden. David RAUP äußert in seinem kurzen Beitrag eine Reihe wichtiger Gedanken. So sieht er einen Teil der ablehnenden Haltung gegenüber der Impakt-Hypothese darin begründet, daß Luis ALVAREZ Physiker ist. Physiker haben in der Vergangenheit unter Verweis auf die „physikalische Unmöglichkeit" oftmals die Entwicklung der Geologie aufgehalten; fast immer behielten jedoch die Geologen recht. Eine weitere Vermutung betrifft die Evolution: Wahrscheinlich wurde die Impakt-Katastrophe als Angriff auf die gradualistische Deszendenzlehre DARWINS verstanden. Überhaupt wird trotz der großen Zahl an Publikationen der Zusammenhang zwischen Impakten bzw. ungewöhnlichem Vulkanismus und der postulierten Evolution nur ungenügend behandelt. Könnten die geologischen Katastrophen nicht entscheidende Evolutionsschübe auslösen? Oder widersprechen sie wegen ihrer Vernichtungskraft gar allen Evolutionsvorstellungen? Auch Stephen J. GOULD läßt sich im Interview (S. 253-267) nicht auf eine Kombination von Katastrophismus und Punktualismus festlegen. So bleibt es im allgemeinen bei der lapidaren und nach Jurassic park beruhigenden Feststellung, daß der Untergang der Dinosaurier die Ausbreitung der Säuger ermöglicht habe.

GLEN greift bei seiner Analyse auf eine große Zahl an Tonbändern zurück; er beziffert die Dauer der mitgezeichneten Gespräche auf über 500 Stunden. Damit steht er in Gefahr, allzuviele persönliche Ein- und Ansichten der interviewten Wissenschaftler preiszugeben und als Nestbeschmutzer zu gelten. Man muß davon ausgehen, daß er nicht alles mitteilt, was er gehört hat, schließlich ist er auf weitere Zusammenarbeit und Informationen angewiesen. Vielleicht wirkt deshalb die Zusammenstellung des Buches stellenweise unkoordiniert. Die Autoren bleiben meist ihrer altbekannten Argumentationslinie treu; auf manche seiner Fragen erhält GLEN einfach keine Antworten. So wird der Band selbst zum Spiegel der dokumentierten Debatte. Aus der Summe der Äußerungen und GLENS Beobachtungen lassen sich viele die Forschung beeinflussenden menschlichen Faktoren zusammentragen. Einige Verhaltensmuster fielen besonders deutlich auf: Viele Wissenschaftler bleiben einer einmal bezogenen Position treu. Die persönliche Einstellung wird meist von der Haltung der jeweiligen Fachdisziplin bestimmt. Die Beobachtungen zugunsten einer Hypothese werden oft einseitig gewertet, die Bewertungskriterien selbst sind in den Lagern verschieden. Auf die Gegenposition wird nicht tiefer eingegangen.

> Die Vorstellung von ruhig und sachlich miteinander redenden Forschern darf man sich getrost aus dem Kopf schlagen.

Gewiß lassen sich Teile der Auseinandersetzung auf andere wissenschaftliche Kontroversen übertragen, spätestens dann, wenn die Auseinandersetzung eine größere Menge an Teilnehmern hat oder besondere Reizthemen zur Debatte stehen. Einen nicht ganz passenden, aber oft die Verhaltensmuster karikierenden Vergleich bieten hierzulande Themen der „Volksgesundheit", wie z.B. AIDS, Rinderwahn und Schweinepest. Neben den für den Wissenschaftsbetrieb positiven Effekten, wie einem allgemeinen Erkenntnisfortschritt durch die eingehendere Beschäftigung mit der Thematik, neuen Impulsen für bestimmte Teildisziplinen, der Zusammenarbeit über das eigene Fach hinaus und der Entwicklung neuer Methoden, gibt es auch negative Begleiterscheinungen. Hierzu zählen Mißverständnisse, Ignoranz, Diffamierungen, Lagerdenken und Druck auf die Publikationsorgane. Daß sich die Medien dem Impakt-Vulkanismus-Massensterben mit Blick auf die Publikumslieblinge Dinosaurier angenommen haben, stellte viele Wissenschaftler vor das Problem, eher populären Fragen begegnen zu müssen. Sicherlich hat das öffentliche Interesse die Forscher nicht nur motiviert, sondern auch angespannt. Einige haben offensichtlich den Reportern einseitige Informationen zugespielt und so zusätzlich Öl ins Feuer gegossen.

William GLENS Studie wird manche Menschen nicht gerade von „der Wissenschaft" überzeugen. Die Vorstellung von ruhig und sachlich miteinander redenden Forschern, die jedes Detail kritisch würdigen und Hypothesen sorgfältig gegeneinander abwägen, darf man sich (wenn vorhanden) getrost aus dem Kopf schlagen. Für die Wissenschaftler selbst ist die Studie aber sehr hilfreich, da durch das Aufzeigen gedanklicher Barrieren dieselben durchlässiger und – so wäre zu hoffen – schließlich abgebaut werden. Ein Trost bleibt bei alledem: irgendwie funktioniert die Wissenschaft doch.

*Thomas Fritzsche*

Michael Brandt

## Gehirn und Sprache

**Fossile Zeugnisse zum Ursprung des Menschen**

Pascal-Verlag Berlin, 1992. 93 S.; 35 Abb.; 10 Tab.
Format 16,5 x 24;

ISBN 3-927390-08-9, Bestell-Nr.: 899.808,
DM 18,– / sfr 19,–

*Australopithecus, Homo habilis* und *Homo erectus* werden als die wichtigsten Zwischenstufen in der Entwicklung zum modernen Menschen betrachtet. Die Zusammenschau der vorliegenden Ergebnisse zeigt, daß entgegen der verbreiteten Sichtweise der Evolution des Menschen als kontinuierlichem Entwicklungsprozeß die vorliegenden Daten eher ein diskontinuierliches Bild ergeben. Unumstrittene Übergangsglieder, die eine allmähliche Umwandlung eines menschenaffenähnlichen Gehirns in ein menschliches Gehirn belegen, wurden bisher nicht beschrieben.

**Aus dem Inhalt:**
**Teil 1:** Schädelinnenausgüsse fossiler Hominiden – Endocranialausgüsse – Zeugnisse vergangener Lebensformen – Schädelinnenausgußanalyse: Gehirnvolumen, Gehirnstruktur – Diskussion von Hirnsulcusmustern einiger fossiler Hominiden – Chancen und Grenzen der Paläneurologie für die Zuordnung fossiler Formen
**Teil 2:** Fossilien, Steinwerkzeuge und der Ursprung der menschlichen Sprache – Der Neandertaler als „connecting link" in der Sprachevolution? – Händigkeit, Hemisphärenlateralisation und Sprache – Kognitive Fähigkeiten und Werkzeugherstellung – Konnte die Hand von *Australopithecus* Werkzeuge herstellen?

Siegfried Scherer (Hg.)

## Typen des Lebens

Pascal-Verlag, 1993, 257 Seiten, 88 Abb., zahlreiche Tab., Format 16,5 x 24;
Bestell-Nr. 899.812,
ISBN 3-927390-12-7,
DM 34,95/ sfr 36,50

Über die Abgrenzung von taxonomischen Kategorien wie Art, Gattung und Familie konnte bis heute keine Einigkeit erzielt werden.
Die Autoren von Typen des Lebens machen auf die bisher wenig beachtete Möglichkeit aufmerksam, Verwandtschaftskreise experimentell überprüfbar durch zwischenartliche Kreuzungen zu charakterisieren. Die darauf aufbauende, genetisch begründete Grundtyp-Kategorie ist der Spezies-Kategorie übergeordnet und liegt bei den bisher untersuchten Organismen aus dem Tier- und Pflanzenreich zwischen Gattung und Familie. Grundtypen repräsentieren klar voneinander abgegrenzte Gruppen.
Artbegriffen liegt gewöhnlich die Annahme zugrunde, daß Artbildung mit *Höherentwicklung* korreliert sei. Im Gegensatz dazu werden die Merkmalsverteilungen innerhalb der Artenfächer einzelner Grundtypen im Rahmen der Hypothese *genetisch polyvalenter* Stammformen gedeutet, aus denen durch Artbildungsprozesse genetisch weniger flexible Nachkommen entstanden sind.

Sigrid Hartwig-Scherer

## Ramapithecus

**Vorfahr des Menschen?**

Pascal-Verlag Berlin, 1989, 63 Seiten, 20 Abbildungen, 8 Tabellen, Format 16,5 x 24;
Bestell-Nr. 79.751,
ISBN 3-927390-00-3,
DM 18,– /sfr 19,–

Die Arbeit zeichnet unter umfassender Berücksichtigung auch der neuesten Literatur die bisweilen verschlungenen Pfade nach, auf denen sich die Meinungen der Paläanthropologen bezüglich *Ramapithecus* und verwandter fossiler Formen in den letzten fünf Jahrzehnten bewegten: Ein faszinierendes Kapitel paläanthropologischer Forschung wird vor dem Leser ausgebreitet.

*Ramapithecus,* einst erster Hominide und damit früher Vorfahr des Menschen, entpuppt sich heute eher als Verwandter des asiatischen Menschenaffen Orang-Utan. Die Faktoren, welche für einen derart gravierenden Deutungswandel verantwortlich sein könnten, sind nicht nur für den Anthropologen interessant, illustrieren sie doch die grundsätzliche Abhängigkeit aller Fossildeutungen von den jeweils aktuellen evolutionstheoretischen Rahmenvorstellungen.

**Aus dem Inhalt:**
Geschichtlicher Überblick – Kritische Anfragen an verschiedene Rekonstruktionsversuche – Probleme der Merkmalswertung und Klassifikation – Einflüsse der Molekularbiologie – Neufunde aus der Türkei und Pakistan – Mögliche Verwandtschaft zum Orang Utan – Die chinesischen Fossilien aus Lufeng – Anhang mit Kurzbeschreibung der wichtigsten Funde und ausführlichem Glossar

**Erhältlich im Buchhandel oder bei**
**SG Wort & Wissen • Rosenbergweg 29 • 72270 Baiersbronn**
**Telefon (0 74 42) 8 10 06 • Fax 8 10 08**

INTEGRALE-LITERATUR

ISSN 0948-6135